ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 94

5

МАЙ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2009

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Главный редактор
Р. В. КАМЕЛИН
РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ
А. Е. Васильев, К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*),
Н. В. Малышева (*отв. секретарь*), О. М. Афонина, Ю. В. Гамалей,
Ч. Джеффри (Лондон), С. Г. Жилин, В. С. Ипатов, А. А. Паутов, М. Г. Пименов,
И. Н. Сафронова, И. И. Шамров (*зам. главного редактора*), Г. П. Яковлев

Editor-in-Chief
R. V. KAMELIN
EDITORIAL BOARD
A. E. Vassilyev, K. L. Vinogradova (*Associate Editor*),
N. V. Malysheva (*Secretary*), O. M. Afonina, Yu. V. Gamalej,
Ch. Jeffrey (London), S. G. Zhilin, V. S. Ipatov, A. A. Pautov, M. G. Pimenov,
I. N. Safronova, I. I. Shamrov (*Associate Editor*), G. P. Yakovlev

Ответственный редактор номера **К. Л. Виноградова**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко.* Технический редактор *В. В. Шиханова*
Корректоры *Н. И. Журавлева, Л. Д. Колосова* и *М. Н. Сенина*
Компьютерная верстка *Н. М. Крыловой*

Дата публикации «Ботанического журнала», т. 94, № 4: 28.04.2009.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 13.04.2009. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 13.7. Уч.-изд. л. 16.0. Тираж 388 экз. Тип. зак. № 1011. С 74

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал».
www.naukaspb.spb.ru, телефон (812)328-62-91

Первая Академическая типография «Наука», 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

© Российская академия наук, 2009 г.
© Редколлегия «Ботанического журнала» (составитель), 2009 г.

УДК 581.8-582.89

© **М. С. Нуралиев,**[1] **А. С. Беэр,**[1] **А. А. Оскольский**[2]

ВАСКУЛЯРНАЯ АНАТОМИЯ ЦВЕТКА *TUPIDANTHUS CALYPTRATUS* И БЛИЗКИХ ВИДОВ *SCHEFFLERA* В СВЯЗИ С ПРОИСХОЖДЕНИЕМ ПОЛИМЕРНЫХ ЦВЕТКОВ *ARALIACEAE*

M. S. NURALIEV, A. S. BEER, A. A. OSKOLSKI. VASCULAR ANATOMY OF FLOWER OF *TUPIDANTHUS CALYPTRATUS* AND RELATED SPECIES OF *SCHEFFLERA* IN THE CONTEXT OF THE ORIGIN OF FLORAL POLYMERY IN *ARALIACEAE*

[1] Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова
119991 Москва, Воробьевы горы, ГСП-1, биологический факультет
Факс (495)939-18-27,
E-mail: max.nuraliev@gmail.com
[2] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: oskolski@yandex.ru

Поступила 21.05.2008
Окончательный вариант получен 26.08.2008

Проведено сравнительно-анатомическое исследование васкулатуры полимерного цветка *Tupidanthus calyptratus* и пентамерных цветков родственных ему видов *Schefflera* cf. *venulosa* и *S. delavayi* (*Araliaceae*). Изученные виды различаются типом симметрии цветка, степенью упорядоченности в расположении пучков, степенью слияния вентральных пучков между собой и дорзальных пучков плодолистиков с периферическими, а также степенью слияния периферических пучков, иннервирующих венчик и андроцей, числом пучков в плодолистиках, тычиночных нитях и лепестках, наличием анастомозов между пучками и др. Своеобразные черты васкулатуры *T. calyptratus* (низкая упорядоченность в расположении пучков, нерасчлененность вентральных пучков и др.) сопряжены, вероятно, с полимеризацией андроцея и гинецея, а также — с преобразованием венчика в калиптру (данные васкулярной анатомии не позволяют установить число лепестков в его составе). Строение проводящей системы гинецея *S. venulosa* не поддается однозначной морфологической интерпретации: предложены две гипотезы о гомологии пучков, входящих в ее состав. Степень слияния дорзальных и периферических пучков сопряжена с особенностями морфогенеза цветка и не может рассматриваться как критерий эволюционной продвинутости.

Ключевые слова: морфология цветка, *Araliaceae*, *Tupidanthus*, *Schefflera*, васкулярная анатомия, полимерия.

Сем. *Araliaceae* относится к порядку *Apiales*, в состав которого, по современным представлениям (Plunkett et al., 2004), входят также семейства *Apiaceae*, *Pittosporaceae*, *Myodocarpaceae*, *Pennantiaceae*, *Torricelliaceae* и *Griseliniaceae*. В системе APG II (2002), построенной на основе данных молекулярной филогенетики, этот порядок относится к группе астерид (asterids). Большинство представителей *Apiales* обладает типичными для астерид тетрациклическими пентамерными цветками. Хотя для *Apiales*, в отличие от других астерид, характерны преимущественно раздельнолепестные цветки, на принадлежность порядка к этой группе указывает заложение венчика в виде единого кольца, отмеченная у некоторых представителей *Araliaceae*, *Apiaceae*, и *Pittosporaceae*, а также спайнолепестность зрелых цветков, отмеченная в родах *Pittosporum*, *Sollya* (Pittosporaceae), *Tupidanthus* и *Osmoxylon* (*Araliaceae*) (Philipson, 1970; Erbar, Leins, 2004; Sokoloff et al., 2007).

Среди представителей пор. *Apiales* сем. *Araliaceae* выделяется особым морфологическим разнообразием: в нем встречаются наиболее значимые отклонения в строении цветка, типичного для астерид. Так, число кругов андроцея у разных видов *Plerandra* варьирует от одного до семи (Smith, 1985), в пределах рода *Tetraplasandra* имеет место переход от полунижней к верхней завязи (Costello, Motley, 2004), а лепестки *Munroidendron*, *Gastonia*, *Trevesia*, *Plerandra*, *Tupidanthus* и некоторых *Schefflera* плотно смыкаются, а иногда срастаются между собой, образуя мощную калиптру (Harms, 1898; Viguier, 1910—1913; Грушвицкий, Скворцова, 1973; Philipson, 1979; Smith, 1985; Lowry, 1990; Sokoloff et al., 2007). У некоторых групп аралиевых (*Tupidanthus*, *Plerandra*, *Gastonia*, *Reynoldsia*, *Osmoxylon*, некоторые виды *Schefflera*) имеет место увеличение числа тычинок и/или плодолистиков (Philipson, 1970, 1979; Eyde, Tseng, 1971; Грушвицкий, Скворцова, 1973). Самый яркий пример полимерного андроцея и гинецея демонстрирует, безусловно, *Tupidanthus calyptratus* Hook. f. et Thomson, единственный вид этого рода, распространенный в юго-восточном Китае, северном Индокитае и в северной Индии: число тычинок у него варьирует от 60 до 138, а число плодолистиков — от 60 до 172. Таким образом, полимеризация гинецея *Tupidanthus* достигает наивысшего уровня не только для *Apiales*, но и для астерид в целом (Sokoloff et al., 2007).

Конечно, *Araliaceae* — это не единственный таксон из группы asterids, в котором встречаются отклонения от типичного плана строения. Полимерный андроцей достаточно обычен для ряда семейств, относящихся к порядкам *Cornales* (*Hydrangeaceae*, *Loasaceae* и др.) и *Ericales* (*Lecythidiaceae*, *Actinidiaceae* и др.). Кроме того, некоторые представители *Actinidiaceae* характеризуются многочисленными плодолистиками, число которых достигает 100 (Endress, 2003). Порядки *Cornales* и *Ericales* занимают, однако, базальное положение среди астерид, в то время как пор. *Apiales*, к которому принадлежит сем. *Araliaceae*, относится к числу наиболее продвинутых членов этой группы. Коль скоро между этими таксонами нет прямой эволюционной преемственности, цветки с полимерным андроцеем и/или гинецеем некоторых *Araliaceae* следует рассматривать как производные от пентамерных цветков, обычных для большинства астерид.

Следует отметить, что до конца 1960-х годов все исследователи *Araliaceae* сходились во мнении о том, что полимерный андроцей и/или гинецей представляет собой предковое состояние для семейства (Harms, 1898; Viguier, 1906; Li, 1942; Грушвицкий, Скворцова, 1973). При этом наличие многочисленных тычинок и/или плодолистиков в отдельных родах аралиевых трактовалось как свидетельство тесного родства между ними. В системах *Araliaceae* того времени такие роды объединялись в трибу *Plerandreae* (Bentham, 1867; Seemann, 1868; Calestani, 1905; Hutchinson, 1967; Грушвицкий и др., 1985, Тахтаджян, 1987) или подтрибу *Plerandrineae* (Viguier, 1906), располагавшуюся у основания филогенетического древа семейства.

Подобные представления впервые были подвергнуты критике A. Cronquist (1968), который рассматривал случаи полимеризации как вторичные отклонения от пентамерного плана строения цветка, исходного, по его мнению, для *Araliaceae*. К сходным выводам пришли и R. Eyde и C. Tseng (1971) в результате обстоятельного сравнительно-анатомического исследования цветков большинства родов этого семейства. В дальнейшем искусственность трибы *Plerandreae* и соответственно независимое происхождение полимерного андроцея и/или гинецея в различных группах *Araliaceae* были подтверждены данными сравнительной анатомии древесины (Оскольский, 1994) и молекулярной филогенетики (Wen и др., 2001; Lowry et al., 2004; Plunkett et al., 2004). При этом было показано, что для большинства базальных групп на молекулярных деревьях *Araliaceae* характерен гинецей из двух плодолистиков (Plunkett, 1996, 1997; Plunkett et al., 2004). Сейчас можно с уверенностью говорить о том, что вторичная полимеризация органов цветка имела место как минимум в трех разных эволюционных линиях аралиевых, представленных родами *Tupidanthus*, *Plerandra*, *Tetraplasandra* и близкими к ним таксонами.

Как уже упоминалось, самый яркий пример крайней полиандрии и полигинии среди *Araliaceae* демонстрирует *Tupidanthus calyptratus*. Его своеобразие, однако, не исчерпывается очень большим числом тычинок (60—172) и плодолистиков (60—138). Цветоложе этого цветка имеет сложную складчатую форму (Eyde, Tseng, 1971; Sokoloff et al., 2007). Чашечка представлена узким валиком в месте отхождения венчика от цветоложа; в отличие от других изученных *Araliaceae* она закладывается в виде непрерывного круга, не подразделенного на отдельные примордии. Венчик образует мощную калиптру. Число лепестков в ней невозможно подсчитать, так как они конгенитально срастаются по всей их длине, и их свободные верхушки не удается различить даже на ранних стадиях развития цветка. При образовании калиптры трубка венчика становится складчатой, верхний ее край загибается внутрь и абаксиальные поверхности лепестков, оказавшиеся в центре бутона, постгенитально срастаются, замыкая отверстие на верхушке. В зрелом бутоне калиптра касается своей морфологической верхушкой гинецея, а тычинки расположены в полости между адаксиальными поверхностями формирующих ее лепестков (Sokoloff et al., 2007). Таким образом, венчик *Tupidanthus* являет собой пример крайней степени синорганизации (Endress, 2006), при которой осуществляется как конгенитальное, так и постгенитальное срастание органов. В начале цветения калиптра целиком опадает. Тычинки, как и плодолистики *Tupidanthus*, расположены в один круг. Число тычинок обычно несколько превышает число плодолистиков, из-за чего нет строгого чередования элементов соседних кругов (Sokoloff et al., 2007).

Несмотря на своеобразие строения цветка по совокупности остальных морфологических признаков *T. calyptratus* очень близок к азиатским и австралийским представителям рода *Schefflera* и нередко рассматривается как *Schefflera pueckleri* (K. Koch) Frodin (Lowry et al., 1989). Тесная связь между этими таксонами подтверждается данными сравнительной анатомии древесины (Оскольский, 1994; Oskolski, 1995, 1996) и молекулярной филогенетики (Wen et al., 2001; Lowry et al., 2004; Plunkett et al., 2004). Важно отметить, что среди азиатских и австралийских видов *Schefflera* удается найти возможные переходные формы между пентамерным цветком, характерным для большинства представителей этого рода, и цветком *Tupidanthus* с большим числом элементов в каждом круге. Так, у *S. subintegra* (Craib) C. B. Shang (= *Schefflerorsis angkae* (Craib.) Grushv. et Skvortsova) число тычинок может достигать 27, а плодолистиков — 23, у *S.* (*Scheffleropsis*) *hemiepiphytica* (Grushv. et Skvortsova) C. B. Shang — 22 и 13 соответственно; венчик у обоих видов состоит из 8 лепестков, сросшихся в калиптру (Грушвицкий, Скворцова, 1973). Австралийской же вид *S. actinophylla* (Endl.) Harms, находящийся в близком родстве с *T. calyptratus*, согласно молекулярным данным, имеет чаще всего 12 тычинок и столько же лепестков и плодолистиков. Таким образом, сравнительное изучение строения цветков *Tupidanthus* и близких к нему видов *Schefflera* дает возможность выявить морфологические преобразования, которые сопровождали переход от пентамерного к столь своеобразному цветку с полимерным андроцеем и гинецеем.

Настоящая работа ставит своей целью реконструкцию и сравнительный анализ васкулатуры цветка *Tupidanthus calyptratus* и двух восточноазиатских видов рода *Schefflera* — *S.* cf. *venulosa* (Wight et Arnott) Harms и *S. delavayi* (Franchet) Harms, обладающих пентамерными цветками с раздельнолепестным венчиком и полунижней завязью. Следует заметить, что, по результатам молекулярно-филогенетического анализа (Plunkett et al., 2005), хорошо согласующимся с данными сравнительной анатомии древесины (Oskolski, 1995), *Schefflera* представляет собой полифилетический таксон. Азиатские (а также австралийские) виды *Schefflera* ('Asian *Schefflera* clade') вместе с *Tupidanthus calyptratus* образуют одну из монофилетических групп в его составе, в пределах которой выделяются две сестринские субклады. Хотя филогенетические связи *S. venulosa* пока не исследовались молекулярными методами, этот вид по морфологическим признакам очень близок к *S. arboricola* (Shang, Lowry, 2007), вместе с которой, скорее всего, принадлежит к той же субкладе, что и *T. calyptratus* (Plunkett et al., 2005). Что касается *S. delavayi*, то этот вид относится к другой субкладе; она соответствует неформальной группе Agalma по классификации Д. Фродина (Plunkett et al., 2005) и четко отличается от других азиатских *Schefflera* и от *Tupidanthus* по строению соцветия, структуре древесины и ряду других признаков (Грушвицкий, Скворцова, 1969; Оскольский, 1994; Oskolski, 1995). Таким образом, исследованные нами виды принадлежат к разным группам азиатских *Schefflera*, и *S.* cf. *venulosa* находится в более близком родстве с *T. calyptratus*, чем *S. delavayi*.

Материал и методика

Цветки *Schefflera* cf. *venulosa* были собраны в 2005 г. Д. Д. Соколовым в оранжереях Главного Ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН (Москва), *S. delavayi* — Д. Д. Соколовым и М. В. Ремизовой в Royal Botanical Gardens, Kew (Великобритания), *Tupidanthus calyptratus* — А. Л. Тахтаджяном и Ле Ким Бьеном (Le Kim Bien) в 1975 г. в провинции Лайшон (Lai Chan) в северном Вьетнаме (гербарный образец № 8423 хранится в LE). Материал был зафиксирован в 70%-м этаноле.

Мы реконструировали анатомическое строение и васкулатуру цветков на сериях поперечных и продольных микротомных срезов 15 мкм толщ., исследованных под световым микроскопом. Заливка в парафин и приготовление срезов осуществлялись по стандартным методикам (Барыкина и др., 2000). Окрашивание срезов проводили карболовым фуксином и пикроиндигокармином по методу Е. С. Аксенова (1967).

Для каждого вида были сделаны серийные срезы нескольких цветков. Из-за больших размеров цветка *Tupidanthus calyptratus* (около 2 см в диам.) серийные срезы изготовлялись не для целого цветка, а только для его сектора, содержащего по нескольку органов каждого круга. Полученные данные были экстраполированы на весь цветок.

С изученных срезов сделаны фотографии, на основе которых выполнены схемы расположения проводящих пучков в различных сечениях и в объеме.

Результаты исследования

Schefflera cf. *venulosa*. Цветки собраны в сложные зонтиковидные соцветия, элементарным соцветием является простой открытый зонтик из 4—6 цветков. Диаметр цветка перед распусканием составляет около 3 мм.

У *S.* cf. *venulosa* встречаются как обоеполые, так и функционально женские цветки. Обоеполые цветки имеют нормально развитые тычинки и плодолистики.

Функционально женские цветки обладают крупной завязью с нектарным диском и тычинками, редуцированными до стаминодиев, имеющими вид небольших придатков у основания завязи. По наблюдениям в оранжерее БИН РАН, некоторые растения этого вида формируют только обоеполые цветки, в то время как на других растениях часть соцветий несет только функционально женские цветки, а часть — только обоеполые (Д. Д. Соколов и М. В. Ремизова, уст. сообщ.). Мы исследовали анатомическое строение обоеполого цветка *S. venulosa* (рис. 1, *2*).

Элементы цветка расположены в кругах, чередуясь между собой. Цветок имеет сильно редуцированную чашечку из пяти чашелистиков, хорошо заметных только на ранних стадиях развития. У сформированных цветков она выглядит как узкий валик в месте отхождения лепестков и тычинок, имеющий пять неясных выпуклостей, соответствующих по своему расположению чашелистикам. Венчик состоит из пяти лепестков (рис. 1, *2*), загнутых в бутоне верхушкой внутрь и касающихся верхушками рылец; лепестки плотно сомкнуты до цветения своими абаксиальными поверхностями, но обособливаются при распускании. Андроцей — из пяти тычинок (рис. 1, *3*); тычиночные нити изогнуты подобно лепесткам и почти касаются верхушки завязи.

Синкарпный гинецей образован пятью плодолистиками (рис. 1, *8*). Каждое гнездо завязи несет по одному фертильному семязачатку (рис. 1, *9*). Найти достоверные подтверждения существования стерильного семязачатка нам не удалось. Завязь полунижняя. Рыльца расположены на верхушках плодолистиков, плоские, слегка низбегающие. На срезах верхней части завязи заметны линии срастания вентральных краев плодолистиков в виде пятиконечной звезды, в которой все пять плодолистиков встречаются в одной точке (рис. 1, *5*). Проводниковая ткань начинается пятью тяжами, идущими от пяти рыльцевых долей (рис. 1, *4*). Эти тяжи сближаются в центре цветка над гнездами завязи и сливаются, образуя компитум, имеющий на срезе форму правильной пятилучевой звезды (рис. 1, *5*). Ниже лучи расходятся и отходят каждый к своему гнезду завязи (рис. 1, *6*).

Как среди обоеполых, так и среди женских цветков этого вида изредка встречаются тетрамерные цветки, имеющие в каждом круге по 4 элемента.

Сформировавшиеся цветки не несут следов васкулатуры чашечки. Каждый лепесток имеет два латеральных и один медианный пучок (рис. 1, *2*). Тычиночные нити содержат по одному проводящему пучку (рис. 1, *4*). Пучки гинецея расположены в три круга (рис. 1, *9*), образованных (1) 5 пучками, находящимися в центральной части цветка между внутренними частями гнезд завязи, (2) 10 пучками, попарно лежащими латерально от гнезд завязи, и (3) 5 дорзальными пучками плодолистиков.

Из цветоножки в цветок входит 25 проводящих пучков: 20 пучков плодолистиков и 5 пучков тычинок (рис. 1, *10*). Пучки внутреннего (1) круга гинецея заканчиваются на уровне нижней части гнезд завязи. Боковые пучки дают ответвления в семязачатки (по одному из каждой пары), а в области верхней части гнезд завязи сливаются с дорзальными пучками своего плодолистика (рис. 1, *6*). Между боковыми и дорзальными пучками ниже места их слияния наблюдаются редкие анастомозы. Дорзальные пучки продолжаются практически до самой верхушки гинецея (рис. 1, *5*).

На уровне зародышевых мешков от дорзальных пучков в адаксиальном направлении ответвляются медианные пучки лепестков (рис. 1, *9*). В верхней части завязи (перед входом в венчик) от каждого из них ответвляется пара тангентально расходящихся пучков, образующих анастомозы с пучками тычинок. Такие анастомозы из разных секторов завязи замыкаются в единое кольцо, лежащее в плоскости, пер-

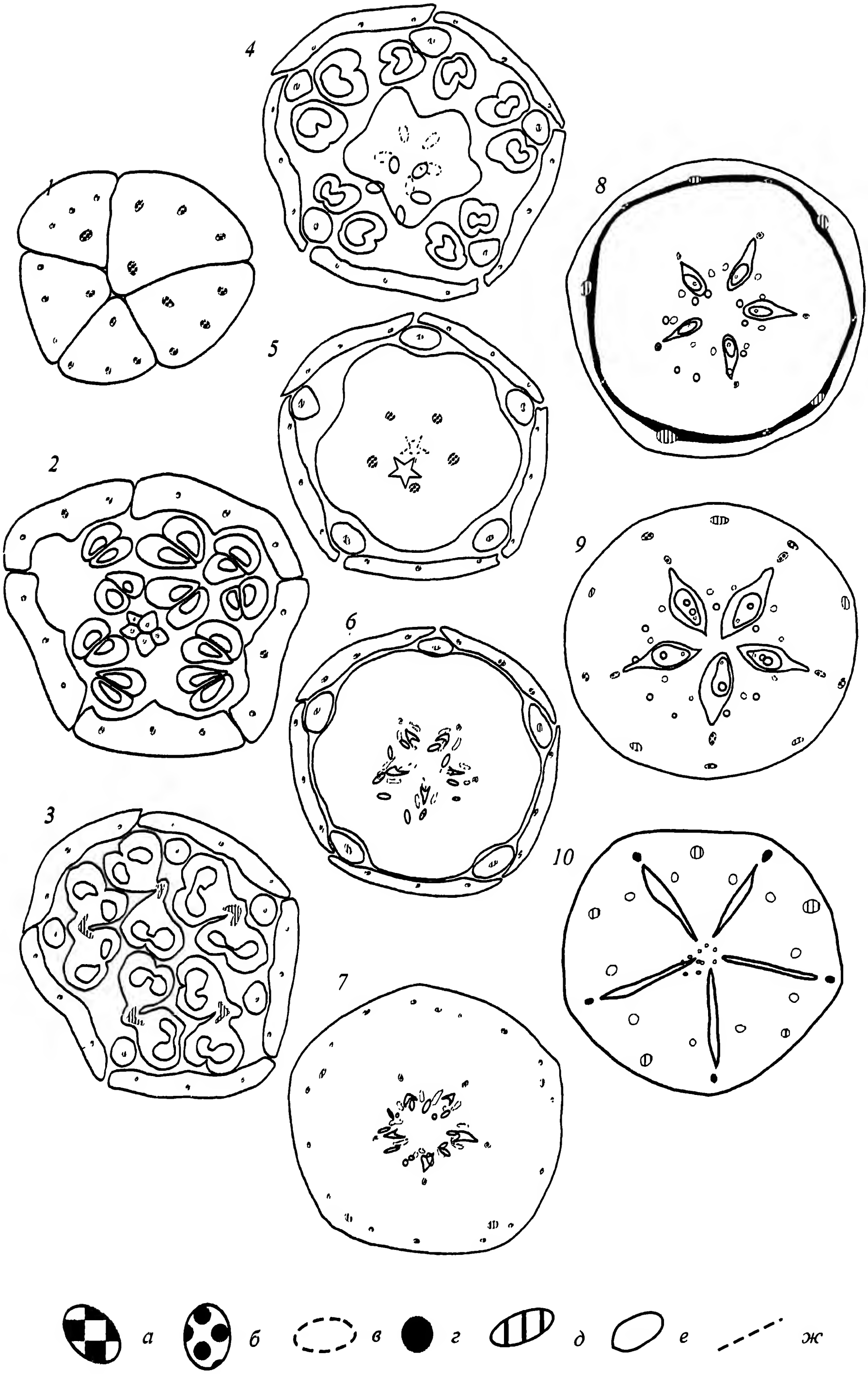


Рис. 1. Схемы серии поперечных срезов цветка *Schefflera* cf. *venulosa*.

1 — верхняя часть венчика; *2*, *3* — нижняя часть венчика; *4*, *5* — верхняя часть завязи; *6*—*10* — нижняя часть завязи. *а* — пучки лепестков, *б* — дорзальные пучки плодолистиков, *в* — проводниковая ткань, *г* — проводящие пучки смешанного происхождения, *д* — пучки тычинок, *е* — пучки вентральной системы плодолистиков, *ж* — линия срастания плодолистиков.

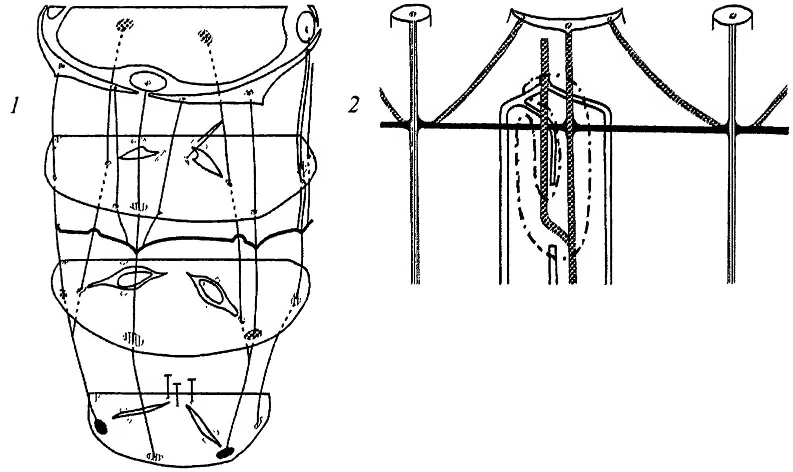


Рис. 2. Реконструкция васкулярной системы цветка *Schefflera* cf. *venulosa.*
1 — трехмерное изображение хода пучков, *2* — развертка сектора цветка. Обозначения те же, что и на рис. 1.

пендикулярной оси цветка (рис. 1, *8*). От этого кольца берут начало латеральные пучки лепестков. Таким образом, в каждый лепесток входит по 3 пучка, которые сливаются в один в верхней (загнутой внутрь) части лепестка (рис. 1, *1*).

В каждую из тычиночных нитей входит по одному пучку, который доходит до связника и разделяется на две ветви, идущие в пыльники (рис. 1, *3*). Реконструкции хода проводящих пучков в цветке *S.* cf. *venulosa* представлены на рис. 2.

Schefflera delavayi. Соцветие в отличие от предыдущего вида представляет собой метелку из колосьев (Shang, Lowry, 2007). Цветки на очень коротких цветоножках (почти сидячие). Размер нераспустившегося цветка 2—3 мм. Морфологические характеристики цветка этого вида сходны с предыдущим. Чашечка хорошо заметна только на ранних стадиях развития цветка. Сформировавшиеся цветки имеют 5 едва заметных чашелистиков, соединенных узкой зоной срастания. Это позволяет говорить, как и в случае *S.* cf. *venulosa*, о поздней сростнолистности чашечки. В отличие от *S.* cf. *venulosa* у *S. delavayi* имеется четко выраженный столбик (рис. 3, *3*), равный по длине половине завязи. Стилодии срастаются примерно до середины столбика. Рыльца плоские, низбегающие. Линии срастания вентральных краев плодолистиков имеют форму «неправильной звезды», т. е. в отличие от *S.* cf. *venulosa*, не все плодолистики имеют контакт друг с другом (рис. 3, *3*).

Проводниковая ткань отходит пятью тяжами от рыльцевых поверхностей в верхней части брюшных швов плодолистиков (рис. 3, *3*) и затем стягивается вокруг «неправильной звезды», образуя компитум соответствующей формы. Над гнездами завязи компитум распадается на отдельных 5 тяжей проводниковой ткани, отходящих к семязачаткам. Помимо одного фертильного семязачатка практически в каждом гнезде находится второй, стерильный, имеющий вид еле заметной выпуклости стенки гнезда завязи рядом с местом возникновения фертильного.

В васкулярной системе взрослого цветка следы чашечки отсутствуют. Лепестки имеют по одному (медианному) пучку (рис. 3, *2*); латеральные пучки отсутствуют. Тычинки содержат по одному пучку (рис. 3, *В*). Пучки гинецея расположены в два круга (рис. 3, *5*), образованных (1) 5 пучками, находящимися в центральной части цветка между внутренними частями гнезд завязи, и (2) 5 дорзальными пучками плодолистиков.

Из цветоножки в цветок входит 15 проводящих пучков (рис. 3, *6*): 10 пучков плодолистиков и 5 пучков тычинок. На уровне нижней части гнезд завязи (рис. 3, *5*) каждый пучок внутреннего (1) круга гинецея разветвляется на 2 пучка, которые расходятся к двум соседним гнездам завязи, и часть из них дает ответвления в семязачатки (по одной ветви у каждого гнезда). Выше все 10 ветвей сливаются с дорзальными пучками того плодолистика, гнездо завязи которого они огибают (рис. 3, *4*).

В нижней части гнезд завязи от дорзальных пучков плодолистиков ответвляются пучки лепестков (рис. 3, *5*), которые, однако, не образуют анастомозов с пучками тычинок. В редких случаях единственный пучок лепестка может незначительно ветвиться. Проводящие пучки тычинок, таким образом, обособлены от васкулатуры других элементов цветка.

У некоторых цветков *S. delavayi* из цветоложа в гинецей входят всего 4 центральных (1) пучка (рис. 3, *6*). В таких цветках в каждой из пяти септ оказывается, как и в типичном случае, по 2 ветви внутренних пучков гинецея, при этом «недостающие» пучки появляются благодаря дополнительным ответвлениям от проходящих рядом центральных пучков. Реконструкции хода проводящих пучков в цветке *S. delavayi* представлены на рис. 4.

Tupidanthus calyptratus. Цветки собраны в сложные зонтики и расположены на мощных цветоносах. Этот вид обладает необычно крупными для сем. *Araliaceae* цветками, диаметр которых достигает 2—3 см. Цветки прямоугольно-шаровидные, вытянутые в тангентальном направлении, двусторонне-симметричные относительно медиальной плоскости или асимметричные. Цветоложе имеет сложную склад-

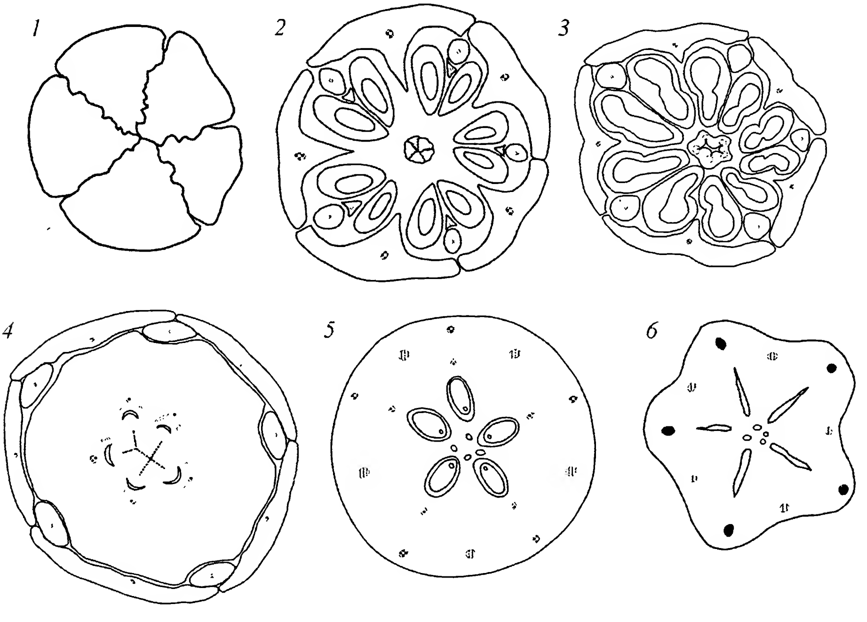


Рис. 3. Схемы серии поперечных срезов цветка *Schefflera delavayi*.

1 — верхняя часть венчика; *2* — нижняя часть венчика; *3*, *4* — верхняя часть завязи; *5*, *6* — нижняя часть завязи. Обозначения те же, что и на рис. 1.

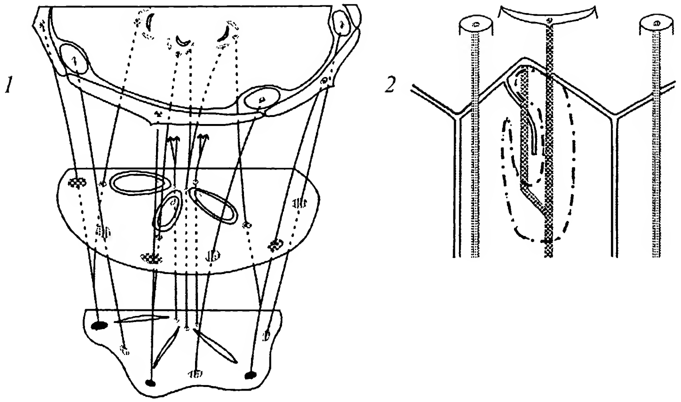


Рис. 4. Реконструкция васкулярной системы цветка *Schefflera delavaya*.
1 — трехмерное изображение хода пучков, *2* — развертка сектора цветка. Обозначения те же, что и на рис. 1.

чатую форму. Чашечка представлена узким валиком. Венчик представляет собой мощную калиптру, полностью закрывающую андроцей и гинецей. Внутренняя (адаксиальная) поверхность калиптры морщинистая. При распускании бутона калиптра опадает (подробнее см.: Sokoloff et al., 2007). Нижняя часть завязи покрыта перидермой, на поверхности которой имеются чечевички. Каждое гнездо завязи несет по одному семязачатку (рис. 5, *5*). Стерильные семязачатки нами найдены не были.

Многочисленные плодолистики расположены в два ряда вдоль сложно разветвленной линии, по очертаниям напоминающей букву H или Y и иногда образующей дополнительные петли. На срезах верхней части гинецея (как и на неотпрепарированных цветках) видно, что плодолистики срастаются как со смежными, так и (постгенитально) с двумя противолежащими плодолистиками. Проводниковая ткань начинается от рыльцевых поверхностей в виде цилиндрических тяжей (рис. 5, *3*), которые тянутся в глубь гинецея и сливаются друг с другом, образуя компитум на уровне верхних частей гнезд завязи (рис. 5, *5*). Поскольку плодолистики срастаются брюшными сторонами не в точке, а вдоль описанной выше линии, компитум имеет соответствующую ветвящуюся форму. От компитума расходятся тяжи проводниковой ткани к гнездам завязи, по одному тяжу на каждый семязачаток.

Число проводящих пучков, входящих в цветоложе из оси цветка (рис. 5, *8*), в несколько раз превышает число органов цветка (если предположить, что мерность венчика совпадает с мерностью андроцея и гинецея). При этом пучки расположены неупорядоченно, так что отнести их к определенным кругам часто бывает затруднительно. В нижней части гнезд завязи в расположении пучков становятся заметны два круга (рис. 5, *6*), однако многие пучки все равно не удается отнести ни к одному из кругов. В каждом таком условно выделенном круге встречаются пучки разных размеров. Пучки, принадлежащие к одному кругу или к смежным кругам, могут соединяться анастомозами.

Слабо выраженная чашечка не васкуляризована. На уровне нижней части гнезд завязи выявляется внешний круг проводящих пучков (рис. 5, *7*), которые имеют более или менее правильную форму и сохраняют круговое расположение практически до самой верхней части завязи. Затем пучки внешнего круга ветвятся, образуя пучки лепестков и тычинок (рис. 5, *2*). При этом, однако, не происходит простого разделения каждого пучка на две (адаксиальную и абаксиальную) ветви: пучки

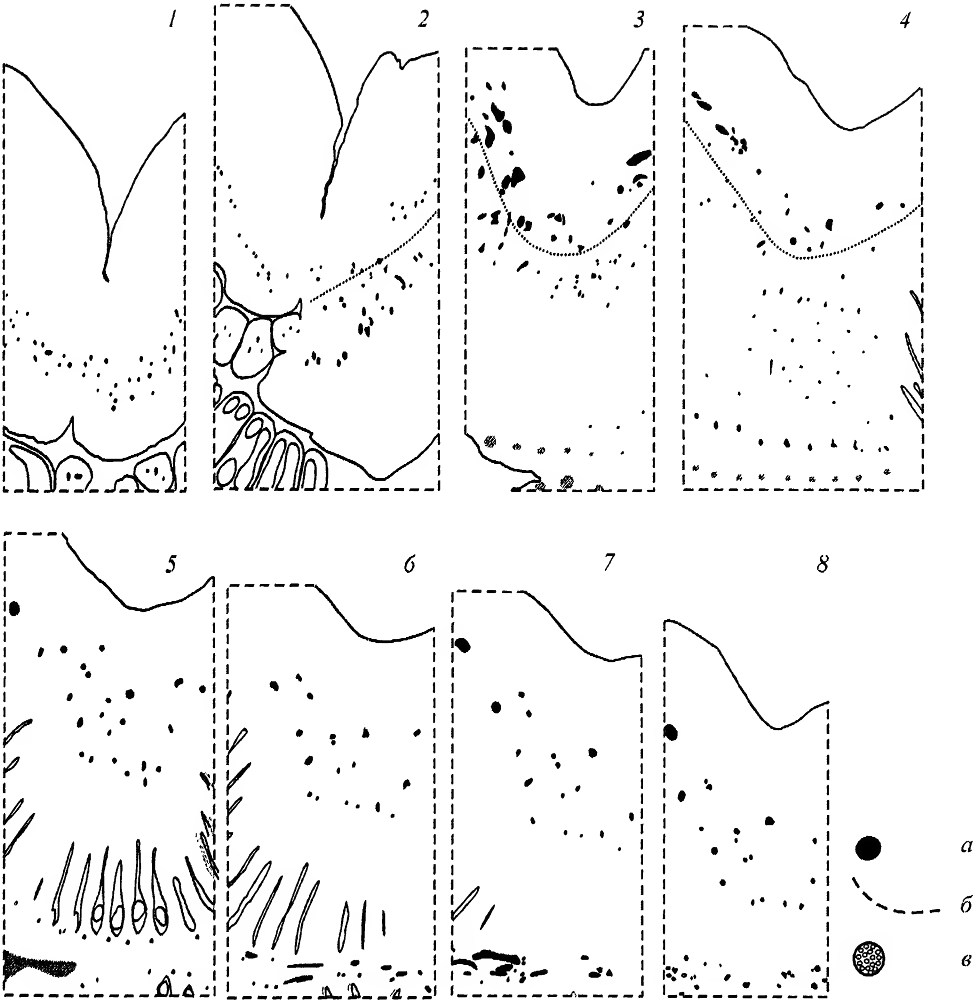


Рис. 5. Схемы серии поперечных срезов цветка *Tupidanthus calyptratus*.

1, 2 — нижняя часть венчика; *3, 4* — верхняя часть завязи; *5, 6* — завязь на уровне гнезд; *7, 8* — нижняя часть завязи. *а* — проводящие пучки, *б* — граница между пучками андроцея и венчика, *в* — проводниковая ткань.

внешнего круга многократно разветвляются и между их ветвями появляются многочисленные анастомозы. В результате в каждую тычинку попадает по 2—4 небольших пучка, а в калиптру отходит беспорядочная сеть мелких пучков (рис. 5, *1*). Эта сеть равномерно распределена по всей калиптре; в ней невозможно различить какие-либо модули, которые могли бы соответствовать васкулатуре отдельных лепестков.

Плодолистики *Tupidanthus* не имеют устойчивой схемы иннервации: в них варьирует число вентральных (0—2) и дорзальных (0—2) пучков, характер их ветвления (встречаются бифуркации дорзальных пучков), связи с другими пучками (анастомозы между различными вентральными, а также вентральными и дорзальными пучками). При этом, однако, морфологическая природа пучков может быть установлена достаточно надежно: вентральные пучки отличаются от дорзальных по расположению и по иннервации ими семязачатков.

По достижении уровня гнезд завязи дорзальные пучки обычно разделяются на две ветви, которые иногда остаются сближенными до самой верхушки гнезда. Затем эти пучки частично обрываются, а частично уходят во внешний круг пучков. На более низких уровнях завязи между дорзальными пучками плодолистиков и пучками внешнего круга имеются анастомозы.

Вентральные пучки входят в цветок в виде неупорядоченных мелких пучков и широких тяжей, расположенных в плоскости срастания плодолистиков, расположенных друг напротив друга (рис. 5, *8*). Затем они дробятся на множество мелких пучков (рис. 5, *6*), которые в большинстве своем занимают место гетерокарпеллятных вентральных пучков, т. е. попарно слившихся пучков двух соседних плодолистиков. Пучки при этом оказываются расположенными в септах между гнездами завязи. Вентральные пучки иннервируют семязачатки, и от них в септы отходят комиссуры, некоторые из которых сливаются с дорзальными пучками. Вентральные пучки обрываются на уровне верхушек гнезд завязи.

Обсуждение

У изученных нами видов *Schefflera* и *Tupidanthus* проводящая система цветка устроена в целом по тому же плану, как и у остальных аралиевых. Согласно W. Philipson (1970), васкулатура цветков *Araliaceae* обычно подразделяется на (1) систему периферических пучков, иннервирующих два круга околоцветника и андроцей, (2) систему иннервации плодолистиков (дорзальные и промежуточные пучки) и (3) вентральную систему, иннервирующую семязачатки. При этом, как правило, периферические пучки обычно сообщаются с дорзальными пучками плодолистиков, а вентральные пучки входят в цветок независимо от них, так как берут начало от пучков оси цветоножки. Вариации в рамках данной схемы могут быть сопряжены с изменениями числа органов околоцветника, андроцея или/и гинецея, а также — со степенью объединения пучков. Такие вариации мы встречаем и у исследованных видов, каждый из которых характеризуется рядом своеобразных особенностей цветка и его проводящей системы.

Связи периферических пучков с дорзальными пучками плодолистиков

Объединение пучков периферической системы с дорзальными пучками плодолистиков рассматриваются как один из ведущих трендов в эволюции цветка аралиевых (Eyde, Tseng, 1971). По данным этих авторов, среди азиатских видов *Schefflera* (включая *Tupidanthus*) встречаются как случаи почти полного обособления периферических пучков от дорзальных (*S. khasiana*, *T. calyptratus*), так и примеры их слияния на всем протяжении завязи (*S. racemosa*). Наши результаты также свидетельствуют о том, что для *T. calyptratus* характерны свободные пучки этих двух систем, расходящиеся на уровне нижней части гнезд завязи; подобное строение васкулатуры обнаружено нами и у *S. delavayi*. Что касается *S.* cf. *venulosa*, то у этого вида мы находим промежуточную степень слияния пучков: периферические пучки, снабжающие лепестки, ответвляются от дорзальных пучков плодолистиков в средней части завязи, на уровне семязачатков.

Таким образом, у *Tupidanthus* и азиатских видов *Schefflera* периферические пучки бывают как обособленными от дорзальных пучков, так и частично или же практически полностью объединенными с ними. Но можем ли мы, следуя Eyde и Tseng (1971), в изменчивости этого признака усматривать определенное эволюционное изменение? Действительно ли в эволюции данной группы растений имело место постепенное слияние этих пучков?

Если принять эту точку зрения, то *Tupidanthus*, у которого пучки двух систем изолированы друг от друга почти по всей их длине, должен рассматриваться в числе исходных форм, сохраняющих анцестральные черты азиатских *Schefflera*. Такая трактовка, однако, вступает в явное противоречие с данными морфологии, анатомии и молекулярной филогенетики, указывающими на производный характер полимерного цветка *Tupidanthus* (Оскольский, 1994; Oskolski, 1995, 1996; Wen et al., 2001; Lowry et al., 2004; Plunkett et al., 2004; Sokoloff et al., 2007). Эти свидетельства заставляют усомниться в необратимости слияния периферических и дорзальных пучков, допустив возможность их вторичного разъединения.

Повод для подобных сомнений дают не только *Tupidanthus*, но и другие роды (*Plerandra*, *Gastonia* (= *Peekeliopanax*, *Indokingia*, *Megalopanax*), *Reynoldsia, Tetraplasandra* и *Trevesia*) , в которых обособленные периферические и дорзальные пучки сочетаются с увеличенным числом тычинок и/или плодолистиков. Принимая степень слияния пучков за показатель эволюционной продвинутости, Eyde и Tseng (1971) помещают эти таксоны у основания нескольких крупных ветвей филогенетического древа *Araliaceae*, а полимерию органов цветка интерпретируют как исходное состояние для семейства. По данным молекулярной филогенетики, однако, все роды, перечисленные выше, производны от таксонов с пентамерными цветками (Wen et al., 2001; Lowry et al., 2004; Plunkett et al., 2004). При этом у *Osmoxylon* (= *Boerlagiodendron*), единственного рода с полимерными цветками, занимающего базальное положение на молекулярных деревьях *Araliaceae*, периферические пучки не обособлены от дорзальных пучков плодолистиков, а слиты с ними (Eyde, Tseng, 1971).

Несогласованность между различными взглядами на филогению *Araliaceae* и на пути эволюции их цветка может быть преодолена, если допустить возможность вторичного обособления периферических и дорзальных пучков. Объединение этих пучков сопряжено с конгенитальным срастанием элементов околоцветника, андроцея и гинецея, образующих стенку аппендикулярной нижней завязи (Eyde, 1967; Kaplan, 1967; Costello, Motley, 2004). Вторичное же их разъединение, возможно, было связано с нарушениями порядка взаимного расположения органов разных кругов и прежде всего — венчика и гинецея.

Так, слияние периферийного пучка, иннервирующего лепесток, с дорзальным пучком плодолистика возможно лишь в том случае, если оба органа находятся на одном и том же радиусе. Этот порядок, однако, может нарушаться при отклонениях от изомерии венчика и гинецея, т. е. при увеличении или сокращении числа плодолистиков, а также при увеличении числа лепестков и/или их срастании. В этих случаях можно ожидать независимое формирование периферических пучков и пучков плодолистиков, т. е. их обособление друг от друга на ранних стадиях формирования цветка.

Действительно, по данным Eyde и Tseng (1971), свободные и частично объединенные периферические и дорзальные пучки встречаются главным образом у представителей тех родов, в пределах которых наблюдается вариация числа органов разных кругов, приводящая к нарушениям изомерии венчика и гинецея. К их числу относятся *Eleutherococcus* (= *Acanthopanax*), *Oreopanax*, *Schefflera* (включая *Didymopanax*), а также многие таксоны с димерным гинецеем, но наибольшие отклонения от изомерного плана строения характерны именно для полиандрических и/или поликарпеллятных цветков *Tupidanthus*, *Plerandra*, *Tetraplasandra*, *Reynoldsia* и *Gastonia*. Вероятно, именно с этими отклонениями, приводящими к утрате смежности между лепестками и тычинками, и сопряжена корреляция между наличием изолированных пучков и полимерией цветка, выявленная Eyde и Tseng (1971).

Таким образом, мы предполагаем, что как у *Tupidanthus* и азиатских *Schefflera*, так и в других группах аралиевых имело место как слияние, так и разъединение периферических пучков и дорзальных пучков плодолистиков, сопряженное с изменением меристических характеристик цветка. Следует, однако, отметить, что между взаимным положением органов цветка и слиянием/разделением периферических и дорзальных пучков нет жесткой связи: так, свободные пучки характерны в том числе и для родов *Trevesia* и *Dendropanax*, у которых сохраняется изомерия венчика и гинецея (Eyde, Tseng, 1971). Наше предположение нуждается в проверке путем сопоставления данных о морфогенезе и васкулатуре цветка у различных представителей *Araliaceae*.

Связи между пучками периферической системы

Исследованные нами виды резко различаются между собой по степени обособленности периферических пучков, иннервирующих венчик и тычинки. У *S. delavayi* пучки тычинок не сообщаются с пучками лепестков на всем своем протяжении: совокупность периферических пучков у этого вида фактически разделяется на две самостоятельные системы. У *S.* cf. *venulosa* медианные пучки лепестков и тычиночные пучки также входят в цветок независимо друг от друга, и лишь в верхней части завязи они соединяются между собой кольцом из анастомозов. У *T. calyptratus* же пучки тычинок и венчика связаны еще теснее: они не только соединены между собой многочисленными анастомозами, но и ответвляются от общих периферических пучков, входящих в цветок.

Вероятно, предпосылкой частичного (у *S.* cf. *venulosa*) или полного (у *S. delavayi*) обособления тычиночных пучков от пучков лепестков служит достаточно большое угловое расстояние между чередующимися примордиями венчика и андроцея пентамерного цветка. Появление же у *T. calyptratus* малоупорядоченной сети из периферических пучков, связанных многочисленными анастомозами, может быть обусловлено полиандрией. Среди *Araliaceae* сходное строение периферийной проводящей системы отмечено у *Plerandra stahliana* (Philipson, 1970) — представителя другого рода, имеющего полимерный андроцей. Формирование подобной васкулярной сети отмечено и во многих других таксонах, для которых характерны многочисленные тычинки и/или органы других кругов (Ronse Decraene, 1992) и соответственно повышенная густота проводящих пучков.

Интересно отметить, что как у *P. stahliana*, так и у *T. calyptratus* многочисленные тычиночные пучки отходят непосредственно от общей периферической васкулярной сети, давая лишь редкие разветвления. В отличие от этих видов, для большинства других таксонов с полимерным андроцеем число проводящих пучков увеличивается за счет многократных ветвлений нескольких мощных стволовых пучков (Ronse Decraene, 1992). Вероятно, схема иннервации тычинок *T. calyptratus* отражает своеобразие их формирования: в отличие от других случаев полиандрии андроцей у этого вида закладывается одновременно в виде одного большого круга из многочисленных примордиев (Sokoloff et al., 2007). Для видов *Plerandra*, у которых тычинки расположены в несколько кругов, данных о заложении андроцея нет.

Особенное строение периферийной проводящей системы *T. calyptratus* может быть сопряжено и со спецификой развития его калиптровидного венчика, который с самого начала закладывается как единый кольцевой валик без каких-либо следов обособления отдельных лепестков (Sokoloff et al., 2007). Нерасчлененность васкулярной сети, иннервирующей калиптру у этого вида, не позволяет использовать наши данные для определения числа сросшихся лепестков, из которых она образована. Вариабельность числа пучков в тычинках *T. calyptratus* также свидетельствует о том, что данные васкулярной анатомии не могут служить надежным источником при уточнении меристических характеристик полимерного цветка.

Общий план строения гинецея и вентральные пучки плодолистиков

Виды *Schefflera* и *Tupidanthus* имеют различную архитектуру гинецея. Если у *S.* cf. *venulosa* мы встречаем строгую радиальную симметрию гинецея, то для *T. calyptratus* характерна его двусторонняя симметрия относительно медиальной плоскости (Sokoloff et al., 2007) или же асимметрия. Морфологический ряд между этими крайними формами позволяют дополнить гинецей *S. delavayi*, у которого проявляется тенденция к двурядному расположению плодолистиков, и *S. actinophylla* (Sokoloff et al., 2007) с его отчетливо выраженной билатеральной симметрией. Интересно отметить, что гинецей *S. delavayi* (в отличие от *S. actinophylla*) остается пентамерным и, следовательно, нарушение радиальной симметрии гинецея не всегда обусловлено увеличением числа плодолистиков в нем.

Изученные нами виды сильно различаются и по строению вентральной проводящей системы гинецея. Так, у *T. calyptratus* в отличие от двух видов *Schefflera* почти на всем протяжении плодолистиков эта система представлена мелкими и крупными нерасчлененными пучками, которые распадаются на отдельные гетерокарпеллятные пучки лишь на уровне семязачатков. Вероятно, появление таких нерасчлененных пучков (подобно образованию периферической васкулярной сети) сопряжено с увеличением числа органов соответствующего круга, в данном случае — гинецея. По данным Eyde и Tseng (1971), подобные пучки отмечены также у *Tetraplasandra racemosa* и *Plerandra vitiensis*, для которых также характерна тенденция к полимерности гинецея.

Нерасчлененность вентральных пучков на столь значительном протяжении может быть связана и с особенностями развития гинецея у *T. calyptratus*. Формирование плодолистиков у этого вида начинается с заложения и интеркалярного роста синасцидиатной зоны, в то время как короткая симпликатная зона возникает лишь на поздней стадии (Sokoloff et al., 2007). Можно предположить, что разделение крупных пучков на отдельные гетерокарпеллятные пучки сопряжено с обособлением краев плодолистиков при образовании симпликатной зоны. Косвенным подтверждением этой гипотезы служит отсутствие нерасчлененных вентральных пучков у представителей *Hedera* и *Aralia* (Philipson, 1967; Eyde, Tseng, 1971), т. е. тех немногих родов *Araliaceae*, для которых показано, что формирование плодолистиков в отличие от *T. calyptratus* начинается с симпликатной зоны (Erbar, Leins, 1988).

Строение проводящей системы гинецея *S. delavayi* с четко выраженными дорзальными и гетерокарпеллятными вентральными пучками достаточно типично для многих представителей *Araliaceae*, включая ряд видов *Schefflera* (Eyde, Tseng, 1971). В отличие от *T. calyptratus* у этого вида в верхней части плодолистиков каждый гетерокарпеллятный пучок разделяется на две свободные ветви, которые и участвуют в снабжении семязачатков. Вероятно, из-за избыточного числа их ветвей, которое в норме в два раза превышает число семязачатков, стал возможен случай редукции одного из вентральных пучков, наблюдавшийся нами у *S. delavayi*. Подобные случаи известны и для ряда других аралиевых, таких как *Hedera helix*, *Oreopanax* aff. *oerstedianus* и *Reynoldsia sandwicensis* (Eyde, Tseng, 1971).

У *S.* cf. *venulosa*, в отличие от *S. delavayi* и *T. calyptratus*, пучки внутреннего круга гинецея слепо заканчиваются в нижней части завязи. Наряду с пучками внутреннего и наружного кругов каждый плодолистик у этого вида сопровождается парой боковых пучков, от которых и отходят пучки, иннервирующие семязачатки. Боковые пучки сообщаются с пучками наружного круга. Такое строение проводящей системы гинецея *S.* cf. *venulosa* не поддается однозначной морфологической интерпретации. Мы можем предложить для него две гипотезы.

Первая гипотеза. Наружный круг гинецея образован дорзальными пучками, внутренний круг — рудиментами пучков оси цветка. Парные боковые пучки, лежащие латерально от гнезд завязи, представляют собой вентральные пучки, поскольку они соединяются с дорзальными пучками и иннервируют семязачатки. При такой трактовке у *S.* cf. *venulosa* в отличие от *S. delavayi* нет гетерокарпеллятных пучков: вентральные пучки не сливаются друг с другом и смещаются в радиальном направлении.

Вторая гипотеза. Наружный круг гинецея образован дорзальными, а внутренний круг — гетерокарпеллятными вентральными пучками. Парные боковые пучки представляют собой ответвления вентральных или осевых пучков, отходящие от них в самой нижней части завязи или в цветоножке.

Первая из этих гипотез вполне убедительно гомологизирует боковые пучки с вентральными на основе критериев положения (соединение с дорзальными пучками) и специального качества (иннервация семязачатков); она, однако, не объясняет, почему пучки внутреннего круга гинецея по числу и расположению соответствуют гетерокарпеллятным вентральным пучкам. Кроме того, среди представителей порядка *Apiales* (Eyde, 1967; Philipson, 1970; Eyde, Tseng, 1971; Magin, 1977; Narayana, Radhakrishnaiah, 1981; Costello, Motley, 2004) неизвестны примеры цветков, в которых пучки оси поднимались бы выше цветоложа, достигая плодолистиков.

Слабым местом второй гипотезы остается нечеткость связи между боковыми пучками плодолистиков и пучками внутреннего круга гинецея: нам не удалось обнаружить соединения между ними даже на срезах из самой нижней части цветка. Эта трактовка, однако, более экономна, нежели первая, поскольку она рассматривает своеобразные особенности *S.* cf. *venulosa* как модификации общего плана строения васкулатуры цветка, характерного для *Araliaceae*, не требуя при этом допущения серьезных структурных новаций (таких как наличие осевых пучков, достигающих уровня плодолистиков). Так, наши данные о структуре проводящей системы *S.* cf. *venulosa* хорошо соотносятся со схемой васкулатуры цветка *Hedera helix* (Philipson, 1967), если допустить, что у второго вида «перерезаны» (т. е. частично редуцированы) вентральные пучки. Учитывая эти аргументы, мы склонны принять вторую интерпретацию — при том, что она пока остается лишь гипотезой.

Сравнение изученных видов по анатомическим и морфологическим признакам цветка

Признаки васкулатуры и другие структурные особенности цветка *Tupidanthus* и двух видов *Schefflera* приведены в таблице. Их сопоставление наглядно демонстрирует, что даже внешне сходные цветки *S. delavayi* и *S.* cf. *venulosa* сильно различаются между собой по строению их проводящей системы, в частности — по длине вентральных пучков, степени обособленности периферических пучков от дорзальных пучков плодолистиков, наличию анастомозов между пучками тычинок и лепестков. Ряд своеобразных черт васкулатуры характерен и для цветка *Tupidanthus*; некоторые из них (наличие малоупорядоченной сети из периферийных пучков и нерасчлененных вентральных пучков) сопряжены, вероятно, с полимеризацией андроцея и гинецея, а также — с преобразованием венчика в калиптру. При этом наши данные не позволяют решить вопрос о числе лепестков в составе калиптры *Tupidanthus* из-за вариабельности числа пучков в лепестках близких видов *Schefflera*.

Проводящая система цветка обоих исследованных видов *Schefflera* имеет черты сходства с *Tupidanthus*. Различия между ними, однако, слишком значительны для того, чтобы на основании наших данных делать заключения о филогенетических связях этих таксонов и направлениях их морфологической эволюции. Для прояснения путей эволюционного становления полимерного цветка *Tupidanthus* необходимо детальное исследование васкулярной анатомии цветка у других видов *Schefflera*, особенно у тех из них (*S. actinophylla*, *S. subintegra* и близких к ним видов), для которых характерна тенденция к полимеризации андроцея и гинецея.

Анатомические и морфологические признаки цветка *Schefflera* и *Tupidanthus*

Признаки цветка		*Schefflera* cf. *venulosa*	*Schefflera delavayi*	*Tupidanthus calyptratus*
Формула цветка		$K_{(5)}C_5A_5G_{-(5)-}$	$K_{(5)}C_5A_5G_{-(5)-}$	$K_{(n)}C_nA_\infty G_{-(\infty)-}$
Тип симметрии гинецея		Радиальная	Радиальная (тенденция к двусторонней)	Двусторонняя (иногда асимметрия)
Расположение плодолистиков		Звездообразное	Тенденция к двурядному	Двурядное
Число пучков в тычинке		1	1	2—4
Число пучков в лепестке		3	1	Невозможно определить
Наличие анастомозов между пучками лепестков и тычинок		Есть (кольцо)	Нет	Есть (сеть)
Вентральные пучки	Гипотеза 1	Самостоятельные, в септах	Гетерокарпеллятные	Гетерокарпеллятные с анастомозами
	Гипотеза 2	Гетерокарпеллятные	То же	То же
Наличие латеральных пучков	Гипотеза 1	Нет	Нет	Нет
	Гипотеза 2	Есть	»	»
Пучки, питающие семязачатки	Гипотеза 1	Вентральные	Вентральные	Вентральные
	Гипотеза 2	Латеральные	»	»
Наличие пучков оси	Гипотеза 1	Есть	Нет	Нет
	Гипотеза 2	Нет	»	»
Уровень обособления дорзальных пучков от пучков лепестков		Средняя часть завязи (уровень семяпочек)	Нижняя часть гнезд завязи	Нижняя часть гнезд завязи
Слияние дорзальных пучков с пучками венчика		Есть	Есть	Частично есть
Наличие парных дорзальных пучков		Нет	Нет	Есть

Благодарности

Авторы благодарят А. Л. Тахтаджяна за предоставленный материал по *Tupidanthus calyptratus*, а также Д. Д. Соколова и М. В. Ремизову за ценные комментарии, критику данной работы и за помощь в сборе материала по изученным видам рода *Schefflera*.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 06-04-48113 и 06-04-48003).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аксенов Е. С. Новый метод окрашивания растительных тканей для приготовления постоянных анатомических препаратов // Научн. докл. высш. школы. Биол. науки. 1967. № 11. С. 125—126.

Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятов А. Г. и др. Основы микротехнических исследований в ботанике. Справочное руководство. М., 2000. 128 с.

Грушвицкий И. В., Скворцова Н. Т. Новая подсекция *Glummea* Grushv. et N. Skvorts. рода *Schefflera* Forst. et Forst. F. и ее состав // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 1. С. 84—97.

Грушвицкий И. В., Скворцова Н. Т. Новый для флоры северного Вьетнама род *Scheffleropsis* Ridl. — представитель древнейшей трибы семейства *Araliaceae* // Бот. журн. 1973. Т. 78. № 10. С. 1492—1503.

Грушвицкий И. В., Скворцова Н. Т., Ха Тхи Зунг, Арнаутов Н. Н. Конспект семейства *Araliaceae* Juss. флоры Вьетнама // Новости систематики высших растений. 1985. Т. 22. С. 153—191.

Оскольский А. А. Анатомия древесины аралиевых. СПб., 1994. 106 с.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

APG II. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants // Bot. J. Linn. Soc. London. 2003. Vol. 141. P. 399—436.

Bentham G. Araliaceae // G. Bentham, J. D. Hooker (eds). Genera Plantarum. London, 1867. Vol. 1. P. 931—947.

Calestani V. Contributo alla sistematica delle Ombellifere d'Europa // Webbia. 1905. Vol. 1. P. 89—280.

Costello A., Motley T. J. The development of the superior ovary in *Tetraplasandra* (*Araliaceae*) // Amer. J. Bot. 2004. Vol. 91. N 5. P. 644—655.

Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. New York, 1968. 396 p.

Endress P. K. Morphology and angiosperm systematics in the molecular era // Bot. Rev. 2003. Vol. 68. P. 545—570.

Endress P. K. Angiosperm floral evolution: morphological developmental framework // Adv. Bot. Res. 2006. Vol. 44. P. 1—61.

Erbar C., Leins P. Blütenentwicklungsgeschichtliche Studien an *Aralia* und *Hedera* (*Araliaceae*) // Flora 1988. Bd 180. S. 391—406.

Erbar C., Leins P. Sympetaly in *Apiales* (*Apiaceae*, *Araliaceae*, *Pittosporaceae*) // South African J. Bot. 2004. Vol. 70. N 3. P. 458—467.

Eyde R. H. The peculiar gynoecial vasculature of *Cornaceae* and its systematic significance // Phytomorphology. 1967. Vol. 17. N 1—4. P. 172—182.

Eyde R. H., Tseng C. C. What is primitive floral structure of *Araliaceae*? // J. Arnold Arbor. 1971. Vol. 52. N 2. P. 205—239.

Harms H. Araliaceae // A. Engler u. K. Prantl Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1898. Teil 3, Bd 8. S. 1—62.

Hutchinson J. The genera of flowering plants. Oxford, 1967. Vol. 2. 659 p.

Kaplan D. R. Floral morphology, organogenesis and interpretation of inferior ovary in *Downingia bacigalupii* // Amer. J. Bot. 1967. Vol. 54. N 10. P. 1274—1290.

Li H. L. The Araliaceae of China // Sargentia. 1942. Vol. 2. P. 1—134.

Lowry P. P. II *Araliaceae* — Ginseng Family // W. L. Wagner et al. (eds). Manual of the flowering plants of Hawaii. Honolulu, 1990. P. 224—237.

Lowry P. P. II, Plunkett G. M., Wen J. Generic relationships in *Araliaceae*: looking into the crystal ball // South African J. Bot. 2004. Vol. 70. N 3. P. 382—392.

Magin N. Das Gynoeceum der *Apiaceae* — Modell und Ontogenie // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1977. Bd 90. Hf 1—2. S. 53—66.

Narayana L. L., Radhakrishnaiah M. Floral anatomy of *Pittosporaceae*: five species of *Pittosporum* // Canad. J. Bot. 1982. Vol. 60. N 10. P. 1859—1867.

Oskolski A. A. Wood anatomy of *Schefflera* and related taxa (*Araliaceae*) // IAWA J. 1995. Vol. 16. P. 191—215.

Oskolski A. A. A survey of wood anatomy of the *Araliaceae* // Donaldson L. A. et al. (eds). Recent advances in wood anatomy. Rotorua, 1996. P. 99—119.

Philipson W. R. Griselinia Forst. fil. — anomaly or link // New Zealand J. Bot. 1967. Vol. 5. P. 134—165.

Philipson W. R. Constant and variable features of the *Araliaceae* // Bot. J. Linn. Soc. 1970. Vol. 63. P. 87—100.

Philipson W. R. Araliaceae // C. G. G. J. van Steenis (ed.). Flora Malesiana. The Hague, 1979. Vol. 9. P. 1—105.

Plunkett G. M., Soltis D. E., Soltis P. S. Evolutionary patterns in *Apiaceae*: inferences based on *matK* sequence data // Syst. Botany. 1996. Vol. 21. P. 477—495.

Plunkett G. M., Soltis D. E., Soltis P. S. Clarification of the relationship between *Apiaceae* and *Araliaceae* based on *matK* and *rbcL* sequence data // Amer. J. Bot. 1997. Vol. 84. P. 565—580.

Plunkett G. M., Wen J., Lowry P. P. II. Infrafamilial classifications and characters in *Araliaceae*: Insights from the phylogenetic analysis of nuclear (ITS) and plastid (trnL-trnF) sequence data // Pl. Syst. Evol. 2004. Vol. 245. P. 1—39.

Plunkett G. M., Lowry P. P. II, Frodin D. G., Wen J. Phylogeny and geography of *Schefflera*: pervasive polyphyly in the largest genus of *Araliaceae* // Ann. Missouri Bot. Gard. 2005. Vol. 92. P. 202—224.

Ronse Decraene L. P. The androecium of the Magnoliophytina: characterisation and systematic importance. Leuven, 1992. 435 p.

Seemann B. Revision of the natural order *Hederaceae* // J. Bot. 1868. Vol. 6. P. 161—165.

Shang C.-B., Lowry P. P. II. Araliaceae // Flora of China. 2007. Vol. 13. P. 435—491.

Smith A. C. Flora Vitiensis Nova. Vol. 3. Lawai, Hawaii. 1985. P. 631—660.

Sokoloff D. D., Oskolski A. A., Remizowa M. V., Nuraliev M. S. Flower structure and development in *Tupidanthus calyptratus* (*Araliaceae*): an extreme case of polymery among asterids // Plant Pl. Syst. Evol. 2007. Vol. 268. P. 209—234.

Viguier R. Recherches botaniques sur la classification des Araliacées // Ann. Sci. Nat. Bot., Sér. 9, 4. 1906. P. 1—210.

Viguier R. Contribution à l'étude de la flore de la Nouvelle-Calédonie // J. Bot. (Morot), 1910—1913. T. 2. Vol. 3. P. 38—87.

Wen J., Plunkett G. M., Mitchell A. D., Wagstaff S. J. The evolution of *Araliaceae*: a phylogenetic analysis based on ITS sequences of nuclear ribosomal DNA // Syst. Bot. 2001. Vol. 26. P. 144—167.

SUMMARY

Comparative vascular anatomical study of polymerous flower in *Tupidanthus calyptratus* and pentamerous flowers of its related species *Schefflera* cf. *venulosa* and *S. delavayi* (*Araliaceae*) has been carried out. The species under study show essential differences in type of floral symmetry, regularity of conductive bundle arrangement, level of fusion between ventral bundles, between dorsal and peripheral bundles, and between peripheral bundles of androecium and corolla, number of bundles in carpels, stamens, and petals, occurrence of anastomoses, etc. Such specific floral vasculature traits of *T. calyptratus* as randomly arranged bundles, fused ventral bundles, etc., are conditioned by polymery of androecium and/or gynoecium, and fusion of petals into calyptra (number of its petals can not be established on the basis of their vascular anatomy). Morphological interpretation of carpellar vascular system in *S.* cf. *venulosa* is ambiguous: two hypotheses on homologization of carpellar bundles in this species have been suggested. Fusion of dorsal and peripheral bundles depends of some features of floral morphogenesis; the level of their union should not be regarded as an indicator of evolutionary primitive/advanced character states.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.9 (265.4)

© С. И. Коженкова

МАКРОФИТЫ ЗАЛИВА НАХОДКА ЯПОНСКОГО МОРЯ

S. I. KOZHENKOVA. MACROPHYTES OF THE NAKHODKA BAY (THE SEA OF JAPAN)

Тихоокеанский институт географии ДВО РАН
690041 Владивосток, ул. Радио, 7
Факс (4232)312159
E-mail: svetlana@tig.dvo.ru

Поступила 03.03.2008
Окончательный вариант получен 03.10.2008

В 2003—2005 гг. в заливе Находка Японского моря обнаружен 101 вид макрофитов, из них 17 видов зеленых, 28 бурых, 52 вида красных водорослей и 4 вида морских трав. В верхней литорали отмечено 19 видов, в нижней литорали — 65, в сублиторальной кайме — 58, в сублиторали (до глубины 18 м) — 63 вида. Наибольшее разнообразие зеленых и бурых водорослей характерно для нижней литорали, а красных водорослей — для сублиторали. Приводятся данные о сезонах и частоте встречаемости макрофитов. В целом флора залива является умеренно-тепловодной. К преобладающим биогеографическим элементам относятся приазиатский низкобореальный (15.8 % от общей флоры), приазиатский низкобореально-субтропический (14.8 %) и тихоокеанский широкобореальный (14.8 %).

Ключевые слова: макрофиты, состав, распределение, залив Находка, Японское море.

Залив Находка является акваторией второго порядка в пределах залива Петра Великого Японского моря. На его западном берегу расположен второй по величине промышленный центр Приморского края — г. Находка с комплексом судоремонтных предприятий и портов и неизбежными выпусками коммунальных и промышленных стоков. Кроме того, в восточной части залива Находка в бухте Врангеля расположен крупнейший на Дальнем Востоке России порт Восточный.

Экологическое состояние отдельных районов залива за последние 15—20 лет резко ухудшилось, о чем свидетельствуют данные о высоких концентрациях в воде и донных отложениях тяжелых металлов, нефтеуглеводородов, фенолов, пестицидов и детергентов. При этом наибольшее загрязнение наблюдается в бухте Находка, принимающей сточные воды промышленных и коммунальных предприятий города, судов и портовых сооружений (Ващенко, 2000; Белан, 2001; Огородникова, 2001; Шулькин, 2004; Наумов, 2006, и др.).

В ближайшие годы в заливе Находка ожидается активизация портовой деятельности. Так, в бухте Козьмина в рамках создания трубопроводной системы «Восточная Сибирь—Тихий океан», призванной обеспечить поставки нефти в страны Азиатско-Тихоокеанского региона (Китай, Японию, Южную Корею, Индию, Индонезию, Австралию), в 2008—2010 гг. планируется строительство первой очереди морского терминала по отгрузке нефти мощностью 15 млн тонн в год. Ввод в эксплуатацию второй очереди терминала с увеличением мощности до 50 млн тонн в год ожидается к 2015 г. Планируется рост грузопотока портов в бухтах Находка, Врангеля, Новицкого. Например, в порту Восточный к 2015 г. предполагается увеличить мощность контейнерного комплекса до 5 млн контейнеров, угольного — до 20 млн тонн, построить новый зерновой комплекс мощностью 5 млн тонн (Братчиков, 2007). Все это будет способствовать усилению антропогенной нагрузки на акваторию залива. Кроме того, ожидаемое расширение направлений морских транспортных сообщений несет угрозу инвазий чужеродных видов в российские прибрежные воды (Звягинцев, 2007) и может существенно повлиять на видовой состав водорослей-макрофитов залива, как это происходит, например, в Черном море (Мильчакова и др., 2006).

Сведения о флоре залива Находка отрывочны. В ходе первой Дальневосточной прибрежной экспедиции Института океанологии РАН под руководством Т. Ф. Щаповой 15—16 июля 1948 г. была обследована бухта Врангеля, в частности скалистые участки в районах входных мысов Петровского и Каменского от литорали до глубины 4.5 м. Было обнаружено 35 видов макрофитов, дана краткая характеристика зонального распределения растительных сообществ (Щапова, 1957). В июле 1983 г. сотрудниками Института биологии моря ДВО РАН были исследованы обрастания трех причальных сооружений, расположенных в бухтах Находка, Врангеля и Козьмина. Сбор материала проводили от литорали до глубины 10 м. В числе видов-обрастателей были обнаружены красные, бурые и зеленые водоросли — по 8 видов (Кашин и др., 2003). Учитывая, что сводный список водорослей-макрофитов соседнего залива Восток насчитывает 161 вид (Коженкова, 2008), очевидна недостаточная изученность растительности залива Находка.

Целью настоящей работы является исследование современного видового состава макрофитов залива Находка и выявление его сезонных изменений.

Материал и методика

Исследования в заливе Находка вели в мае, июне, июле и октябре 2003—2005 гг. Пробы отбирали по сетке станций (рис. 1) согласно общепринятой методике в 4 горизонтах: в верхней литорали, нижней литорали, сублиторальной кайме (до глубины 0.5 м) и в сублиторали (на глубинах 1.5—18 м). В каждом из горизонтов закладывали по 3—5 случайным образом расположенных учетных площадок в 1 м^2. На мелководье при помощи рамки с разметкой определяли процент проективного покрытия дна основными видами водной растительности. Для определения биомассы с каждой учетной рамки растения собирали с площади 0.01 м^2 (10 × 10 см) в верхней литорали, 0.04 м^2 (20 × 20 см) в нижней литорали и сублиторальной кайме и с площади 1 м^2 в сублиторали. В день отбора пробы разбирали по видам и определяли их сырую биомассу с точностью до 0.1 г. Для каждого из горизонтов рассчитывали средние значения проективного покрытия (%) и биомассы растений (г/м^2). Флористический список дополнен данными по видам, найденным в выбросах.

В литорали и сублиторальной кайме исследования проводили на 11 станциях, 6 из которых находятся на твердых грунтах (скалистых, валунных, каменистых), остальные — на мягких или смешанных грунтах (песчаных, песчано-каменистых, песчано-галечных). Из-за малой амплитуды приливно-отливных колебаний уровня моря в южном Приморье общепринятая схема вертикального деления литорали (Кусакин, 1976) трудно применима, поэтому различали только верхний и нижний горизонты литорали без деления на этажи (Перестенко, 1980), что согласуется с работами других исследователей (Кафанов, Жуков, 1993; Кашенко, 1999, 2002).

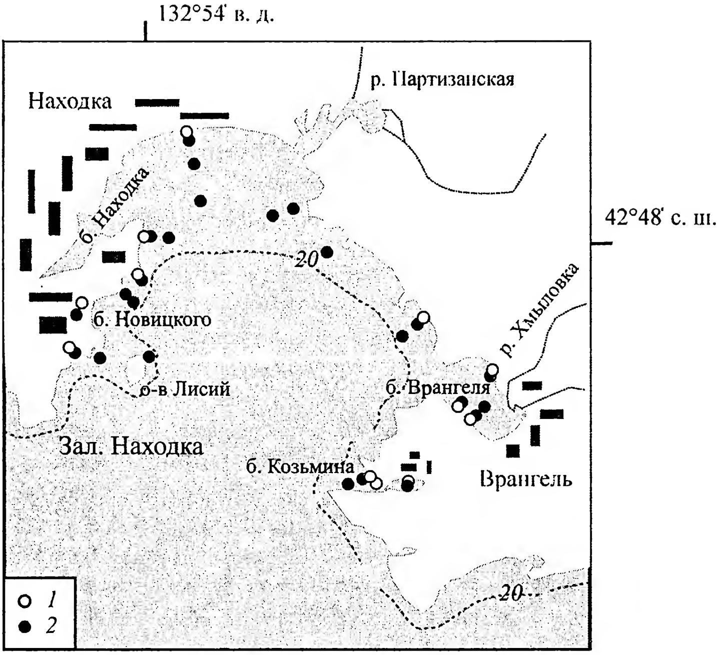


Рис. 1. Картосхема станций отбора проб фитобентоса в заливе Находка.
Станция отбора проб: *1* — на мелководье, *2* — в сублиторали.

В сублиторали пробы отбирали на 23 станциях, 10 из которых характеризовались твердыми грунтами (выходы коренных пород, валуны) и 13 располагались на мягких грунтах (илистых, песчаных с единично встречающимися раковинами моллюсков или камнями).

Названия видов даны с учетом современной ботанической номенклатуры, за исключением видов родов *Enteromorpha* и *Laminaria*, которые, согласно недавним результатам генетических анализов, предлагается перевести соответственно в роды *Ulva* и *Saccharina* (Hayden et al., 2003; Lane et al., 2006).

Частота встречаемости (ЧВ) макрофитов рассчитана как отношение числа станций, где встречен вид, к общему числу станций соответствующего горизонта глубин, умноженное на 100 %.

Зонально-биогеографическая номенклатура базируется на системе зонального фитогеографического районирования Мирового океана (Зинова, 1962; Перестенко, 1982). Биогеографическая характеристика видов приводится в соответствии со сводкой О. Г. Кусакина с соавт. (1997), с учетом дополнительных данных о распространении растений вдоль берегов Мирового океана (Nagai, 1941; Сосудистые.., 1987; Клочкова, 1996; Yoshida, 1998; Gabrielson et al., 2000; Algaebase.., 2007).

Результаты и обсуждение

По данным исследования, в заливе Находка в 2003—2005 гг. обнаружен 101 вид макрофитов, из них 17 видов зеленых, 28 бурых, 52 вида красных водорослей и 4 вида морских трав (табл. 1).

Наименьшее число видов характерно для верхней литорали (ВЛ) — обнаружено 19 видов. В нижней литорали (НЛ), сублиторальной кайме (СЛК) и сублиторали

ТАБЛИЦА 1

Список видов макрофлоры залива Находка Японского моря

Вид	Сезон			Частота встречаемости, %[1]				Тип ареала[2]
	весна	лето	осень	ВЛ	НЛ	СЛК	ВСЛ	
				Chlorophyta				
Blidingia minima (Nägeli ex Kützing) Kylin	+[3]	–[4]	–	9.1	9.1	–	–	Б-А-Н
Bryopsis plumosa (Hudson) C. Agardh	–	–	+	–	27.3	20.0	–	Б-Т-Н
Chaetomorpha linum (O. F. Müller) Kützing	–	+	+	9.1	18.2	–	–	Б-Т-Н
C. moniligera Kjelman	–	+	–	18.2	45.5	40.0	–	п нБ
Cladophora opaca Sakai	–	+	–	–	9.1	–	–	п нБ
C. speciosa Sakai	–	+	–	–	9.1	10.0	–	п шБ
C. stimpsonii Harvey	–	+	+	18.2	54.5	60.0	17.4	т шБ
Codium fragile (Suringar) Hariot	+	–	–	–	–	–	4.3	Б-Т-Н
C. yezoense (Tokida) K. L. Vinogradova	–	–	+	–	–	–	4.3	п нБ
Enteromorpha clathrata (Roth) Greville	–	–	+	–	–	10.0	–	К
E. linza (L.) J. Agardh	+	+	+	18.2	45.5	40.0	4.3	Б-Т-Н
E. prolifera (O.F. Müller) J. Agardh	–	+	+	18.2	9.1	10.0	8.7	К
Monostroma grevillei (Thuret) Wittrock	+	–	–	–	18.2	–	–	аБ, шБ
Spongomorpha duriuscula (Ruprecht) F. S. Collins	–	+	–	–	9.1	–	–	т шБ
Ulva fenestrata Postels et Ruprecht	+	+	+	45.5	90.9	80.0	56.5	т Б-Т
Ulvaria splendens Ruprecht	+	+	–	–	–	–	13.0	аБ, шБ
Urospora penicilliformis (Roth) Areschoug	+	–	–	9.1	–	–	–	Б-Н
				Phaeophyta				
Agarum clathratum Dumortier	–	+	–	–	–	–	8.7	аБ, шБ
Analipus japonicus (Harvey) Wynne	+	+	+	–	36.4	30.0	–	т шБ
Chorda filum (L.) Stackhouse	–	+	+	–	9.1	40.0	13.0	аБ, шБ
Chordaria flagelliformis (O. F. Müller) C. Agardh	+	+	+	–	54.5	80.0	8.7	Б-А
Coccophora langsdorfii (Turner) Greville	+	+	+	–	–	30.0	–	п нБ-СТ
Coilodesme japonica Yamada	–	+	–	–	–	–	4.3	п нБ
Colpomenia peregrina Sauvageau	+	+	+	–	27.3	30.0	4.3	Б-Т-Н
Corynophlaea globulifera (Ruprecht) Perestenko	–	–	+	–	9.1	–	–	п нБ-СТ
Costaria costata (C. Agardh) Saunders	+	+	–	–	27.3	30.0	34.8	т шБ
Cystoseira crassipes (Mertens ex Turner) C. Agardh	+	+	+	9.1	27.3	30.0	8.7	п шБ
Desmarestia viridis (O. F. Müller) J. V. Lamouroux	+	+	–	–	27.3	40.0	69.6	Б-А
Dictyosiphon foeniculaceus (Hudson) Greville	–	+	+	–	36.4	10.0	8.7	Б-А
Dictyota dichotoma (Hudson) J. V. Lamouroux	–	+	+	–	45.5	60.0	–	Б-Т-Н
Ectocarpus siliculosus (Dillwyn) Lyngbye	–	–	+	–	9.1	–	–	Б-А-Н
Laminaria cichorioides Miyabe, Okamura	+	–	–	–	9.1	–	4.3	п нБ
L. gurjanovae A. Zinova	–	+	–	–	–	–	4.3	т шБ
L. japonica Areschoug	+	+	+	–	27.3	10.0	21.7	п нБ-СТ
Leathesia difformis (L.) Areschoug	+	+	+	–	36.4	40.0	–	Б-Н
Petalonia fascia (O. F. Müller) Kuntze	–	+	–	–	9.1	–	4.3	Б-А-Н
Punctaria plantaginea (Ruth) Greville	–	+	+	–	36.4	40.0	8.7	Б-А
Ralfsia sp.	–	–	+	–	–	–	4.3	(Б-А)
Sargassum miyabei Yendo	+	+	+	–	72.7	70.0	21.7	п нБ-СТ

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Сезон			Частота встречаемости, %[1]				Тип ареала[2]
	весна	лето	осень	ВЛ	НЛ	СЛК	ВСЛ	
S. pallidum (Turner) C. Agardh	+	+	+	–	36.4	50.0	17.4	п нБ-СТ
Saundersella simplex (Saunders) Kylin	–	+	–	–	–	–	4.3	т шБ
Scytosiphon lomentaria (Lyngbye) Link	+	+	+	9.1	81.8	60.0	–	Б-СТ-Н
Silvetia babingtonii (Harvey) E. A. Serrão, T. O. Cho, S. M. Boo et Brawley	+	+	+	–	9.1	–	–	п нБ
Sphacelaria rigidula Kützing	+	+	+	–	9.1	10.0	8.7	Б-Т
Sphaerotrichia divaricata (C. Agardh) Kylin	–	+	–	–	27.3	30.0	–	аБ, шБ
Rhodophyta								
Antithamnion densum (Suhr) M. A. Howe	–	+	+	–	–	–	26.1	Б-Т-Н
Bangia atropurpurea (Roth) C. Agardh	–	–	+	–	–	–	4.3	Б-Н
Bossiella cretacea (Postels et Ruprecht) Johansen	+	+	+	–	9.1	20.0	17.4	т шБ
Branchioglossum nanum Inagaki	–	+	–	–	–	–	4.3	п нБ
Callophyllis rhinchocarpa Ruprecht	–	+	+	–	–	–	21.7	п шБ
Campylaephora crassa (Okamura) Nakamura	–	+	+	–	9.1	–	–	п нБ-СТ
C. hypnaeoides J. Agardh	–	–	+	–	–	20.0	4.3	п нБ-СТ
Ceramium cimbricum H. E. Petersen, Rosenvinge	–	+	–	–	–	–	4.3	аБ, шБ
C. japonicum Ocamura	–	–	+	–	9.1	–	–	п нБ-СТ
C. kondoi Yendo	+	+	+	–	45.5	50.0	4.3	п шБ
Chondria dasyphylla (Woodward) C. Agardh	–	+	+	–	9.1	20.0	–	Б-Т
C. decipiens Kylin	–	+	+	–	–	10.0	4.3	т нБ
Chondrus armatus (Harvey) Okamura	–	+	+	–	9.1	10.0	13.0	п нБ
C. pinnulatus (Harvey) Okamura	+	+	+	–	18.2	20.0	8.7	п нБ
C. yendoi Yamada et Mikami	+	+	+	18.2	27.3	10.0	–	т шБ
Colaconema daviesii (Dillwyn) Stegenga	–	–	+	–	9.1	–	–	Б-Т-Н
Corallina pilulifera Postels et Ruprecht	+	+	+	27.3	63.6	60.0	–	Б-Т
Devaleraea yendoi (I. K. Lee) Guiry	+	+	–	–	18.2	–	8.7	п нБ
Erythrocladia irregularis Rosenvinge	–	–	+	–	–	10.0	–	Б-Т
Gelidium vagum Okamura	–	–	+	–	–	–	4.3	т нБ-Т
Gloiopeltis furcata (Postels et Ruprecht) J. Agardh	+	+	+	54.5	63.6	10.0	–	т шБ
Gloiosiphonia capillaris (Hudson) Carmichael, W. J. Hooker	+	+	–	–	9.1	–	–	Б-Т
Gracilaria gracilis (Stackhouse) Steentoft, L. M. Irvine et Farnman	–	+	+	9.1	9.1	30.0	–	Б-Т-Н
Grateloupia divaricata Okamura	–	+	+	9.1	18.2	–	–	т нБ-Т
Grateloupia turuturu Yamada	–	–	+	–	9.1	10.0	–	Б-Т
Hollenbergia subulata (Harvey) Wollaston	+	–	–	–	–	–	4.3	т шБ
Hydrolithon farinosum (J. V. Lamouroux) D. Penrose et Y. M. Chamberlain	–	–	+	–	–	10.0	–	Б-Т-Н
Laurencia nipponica Yamada	+	+	+	–	45.5	40.0	13.0	п нБ-СТ
Lithophyllum dispar (Foslie) Foslie	–	–	+	–	9.1	–	–	т шБ-СТ
L. yessoense Foslie	–	+	+	–	–	10.0	8.7	п нБ
Lithothamnion phymatodeum Foslie	–	+	+	–	–	10.0	30.4	т Б-Т
Lomentaria hakodatensis Yendo	–	+	+	–	27.3	50.0	4.3	Б-Т
Nemalion vermiculare Suringar	–	+	–	–	9.1	10.0	–	п нБ-СТ
Neorhodomela larix (Turner) Masuda	+	+	+	–	54.5	60.0	13.0	т шБ

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Сезон			Частота встречаемости, %[1]				Тип ареала[2]
	весна	лето	осень	ВЛ	НЛ	СЛК	ВСЛ	
Neorhodomela munita (Perestenko) Masuda	+	+	+	–	36.4	20.0	–	п нБ
Palmaria stenogona Perestenko	+	+	+	–	18.2	30.0	30.4	п шБ
Pneophyllum elegans Kloczcova et Demesh.	–	+	–	–	–	–	4.3	п нБ
P. fragile Kützing	–	+	–	–	–	10.0	–	нБ-СТ
Polysiphonia japonica Harvey; Perry	+	+	+	18.2	81.8	80.0	13.0	п нБ-СТ
P. morrowii Harvey; J.E. Grey	+	+	–	–	27.3	20.0	26.1	п нБ-СТ
Porphyra purpurea (Roth) C. Agardh	+	+	–	9.1	63.6	20.0	4.3	аБ, шБ
P. variegata (Kjellman) Kjellman; Hus	+	–	–	–	–	–	4.3	т шБ
Pterosiphonia bipinnata (Postels et Ruprecht) Falkenberg	–	+	–	–	–	–	4.3	т шБ
Ptilota filicina J. Agardh	–	+	+	–	–	–	13.0	т шБ
P. phacelocarpoides A.D. Zinova	+	+	+	–	9.1	10.0	8.7	п нБ
Rhodophysema elegans (P. L. Crouan et H. M. Crouan ex J. Agardh) P. S. Dixon	–	+	–	–	–	–	4.3	Б-А
Sparlingia pertusa (Postels et Ruprecht) G. W. Saunders, I. M. Stracht et Kraft	+	+	–	–	–	–	8.7	т шБ
Stylonema alsidii (Zanardini) K. Drew	–	+	+	9.1	–	–	8.7	Б-Т-Н
Symphyocladia latiuscula (Harvey) Yamada	–	+	+	–	–	20.0	13.0	п нБ-СТ
Tichocarpus crinitus (S. G. Gmelin) Ruprecht	+	+	+	–	36.4	50.0	30.4	п шБ
Tokidaea corticata (Tokida) Yoshida	+	+	–	–	–	–	8.7	п нБ
T. hirta Perestenko	–	+	–	–	–	–	8.7	п нБ
	Морские травы							
Phyllospadix iwatensis Makino	+	+	+	–	36.4	60.0	13.0	п нБ-СТ
Zostera asiatica Miki	+	+	+	Выбросы				п нБ-СТ
Z. japonica Asch. et Graebn.	+	+	+	9.1	9.1	10.0	–	т Б-Т
Z. marina Linnaeus	+	+	+	–	18.2	60.0	21.7	Б-Т

Примечание. [1] Горизонты: ВЛ — верхняя литораль, НЛ — нижняя литораль, СЛК — сублиторальная кайма, ВСЛ — верхняя сублитораль. [2] аБ — амфибореальный; Б-А — бореально-арктический; Б-А-Н — бореально-арктическо-нотальный; Б-Н — бореально-нотальный; Б-СТ-Н — бореально-субтропическо-нотальный; Б-Т — бореально-тропический; Б-Т-Н — бореально-тропическо-нотальный; К — космополитный (с очень широким, почти всесветным ареалом); нБ — низкобореальный; нБ-СТ — низкобореально-субтропический; нБ-Т — низкобореально-тропический; п — приазиатский (западно-тихоокеанский); т — тихоокеанский (распространенный по обоим берегам Тихого океана); шБ — широкобореальный. [3] «+» — вид присутствует, [4] «–» —вид не отмечен.

(СЛ) найдено 65, 58 и 63 вида соответственно. Количество видов водорослей различных отделов с увеличением глубины изменяется по-разному (рис. 2). Наибольшее разнообразие зеленых и бурых водорослей отмечено в нижнем горизонте литорали (12 и 22 вида соответственно). Количество красных водорослей максимально в СЛ — 35 видов.

Лишь 7 видов отмечены во всех четырех горизонтах. Это наиболее толерантные к действию окружающей среды зеленые водоросли *Cladophora stimpsonii, Enteromorpha linza, E. prolifera, Ulva fenestrata,* красные водоросли *Polysiphonia japonica* и *Porphyra purpurea*, а также бурая водоросль *Cystoseira crassipes.* Произрастание цистозиры в верхней литорали является скорее исключением, чем правилом, поскольку вид приурочен к нижней литорали и сублиторали (Перестенко, 1980), что

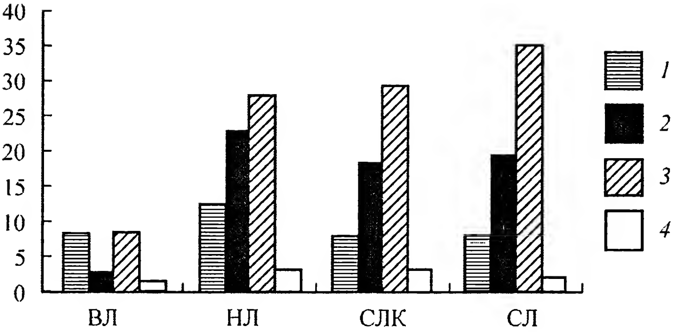


Рис. 2. Распределение макрофитов разных таксономических групп по глубинам.

По оси ординат — число видов, по оси абсцисс — горизонт: ВЛ — верхняя литораль, НЛ — нижняя литораль, СЛК — сублиторальная кайма, СЛ — сублитораль. *1* — *Chloraphyta*, *2* — *Phaeophyta*, *3* — *Rhodophyta*, *4* — морские травы.

подтверждают данные об увеличении частоты ее встречаемости с глубиной (табл. 1). *C. crassipes* была обнаружена нами в ВЛ в октябре 2004 г. на скалистых рифах у западного побережья залива.

По частоте встречаемости в верхней литорали лидирует красная водоросль *Gloiopeltis furcata,* отмеченная на большинстве станций (ЧВ = 54.5 %). На скалистых и валунно-каменистых грунтах этот вид является доминантом растительных сообществ. Особенности вегетации *G. furcata* обусловливают изменения биомассы и проективного покрытия по сезонам года: количественные показатели уменьшаются с весны к лету, когда происходит смена поколений глойопельтиса (Макиенко, 1975; Перестенко, 1980), и вновь возрастают осенью (табл. 2), что связано с ростом нового поколения вида.

Второй по частоте встречаемости в ВЛ вид —*U. fenestrata* (ЧВ = 45.5 %), растущий как на твердых, так и на смешанных грунтах. Максимальные количественные показатели ульвы были отмечены в октябре 2004 г. на песчано-каменистом грунте у западного берега залива: биомасса 440 г/м^2, проективное покрытие 25 %. Остальные виды растений в верхней литорали встречаются довольно редко (ЧВ = 9.1—27.3 %).

В нижней литорали максимальная частота встречаемости характерна для следующих видов: *U. fenestrata* (90.9 %), *P. japonica* и *Scytosiyphon lomentaria* (по 81.8 %), *Corallina pilulifera, G. furcata* и *P. purpurea* (по 63.6 %), *C. stimpsonii, Chordaria flagelliformis* и *Neorhodomela larix* (по 54.5 %). Средние значения их биомассы и проективного покрытия представлены в табл. 2.

В сублиторальной кайме наиболее часто встречаются 15 видов (ЧВ $\geq$ 50 %). Наряду с видами, обычными для нижней литорали (за исключением *G. furcata* и *P. purpurea),* в СЛК широко распространены также *Sargassum miyabei* (70 %), *Dictyota dichotoma, Phyllospadix iwatensis* и *Zostera marina* (по 60 %), *Ceramium kondoi, Lomentaria hakodatensis, Tichocarpus crinitus* и *Sargassum pallidum* (по 50 %).

В сублиторали лишь два вида встречаются довольно часто: это *Desmarestia viridis* (ЧВ = 69.6 %) и *U. fenestrata* (ЧВ = 56.5 %). Оба вида растут на различных грунтах до глубины 12 м. Биомасса *D. viridis* максимальна весной. Так, в мае 2004 г. в южной части бухты Врангеля она достигала 1352 г/м^2, на остальных станциях варьировала от 33.3 до 633.6 г/м^2. Летом биомасса вида уменьшается и составляет в среднем 148.1 г/м^2, изменяясь на разных станциях от 4.4 до 473.9 г/м^2. Это обусловлено постепенным отмиранием талломов в связи с окончанием срока веге-

ТАБЛИЦА 2

Средняя биомасса (Б, г/м^2) и проективное покрытие (ПП, %) основных видов водорослей в верхней и нижней литорали залива Находка

Вид	Горизонт	Весна		Лето		Осень	
		ПП	Б	ПП	Б	ПП	Б
Chlorophyta							
Cladophora stimpsonni	ВЛ	–	–	2	7.5	–	–
	НЛ	–	–	0.7	37.8	3.3	**159.4**
Ulva fenestrata	ВЛ	–	–	0.03	2.5	**5.7**	**112.9**
	НЛ	1.3	55.1	1.8	**157.4**	4.5	**269.7**
Rhodophyta							
Corallina pilulifera	ВЛ	+	+	1.0	23.0	**5.7**	**130.5**
	НЛ	+	+	**6.0**	**317.2**	**5.2**	**512.8**
Gloiopeltis furcata	ВЛ	3.3	3.3	2.2	2.3	**6.1**	6.3
	НЛ	5.3	5.3	3.6	4.1	**7.3**	7.2
Neorhodomela larix	НЛ	+	+	1.9	**344.1**	0.7	99.3
Polysiphonia japonica	ВЛ	–	–	–	–	1.6	101.9
	НЛ	1.3	58.0	1.8	48.5	2.2	48.8
Porphyra purpurea	ВЛ	–	–	1.3	10.3	–	–
	НЛ	0.2	10.8	**11.3**	**166.0**	–	–
Phaeophyta							
Chordaria flagelliformis	НЛ	0.2	12.1	0.2	32.4	3.4	74.5
Scytosiphon lomentaria	ВЛ	–	–	0.5	48.0	–	–
	НЛ	**13.7**	**643.9**	1.7	**178.8**	0.3	2.8

Примечание. «–» — вид не встречался, «+» — вид отмечен. Жирным шрифтом выделены высокие значения показателей.

тации водоросли к концу лета (Перестенко, 1980). Осенью вид в заливе не встречается.

U. fenestrata в СЛ вегетирует в течение всего года; при этом сменяется несколько поколений водоросли. С весны до осени средняя биомасса *U. fenestrata* увеличивается, составляя соответственно 5.6, 27.4 и 39.1 г/м^2. Максимальное значение биомассы — 183.1 г/м^2 — отмечено в июле 2004 г. в северной части бухты Врангеля на глубине 2 м на скалистом грунте.

Довольно обычны в сублиторали *Costaria costata* (ЧВ = 34.8 %), *Lithothamnion phymatodeum, Palmaria stenogona* и *T. crinitus* (ЧВ по 30.4 %).

В целом довольно распространенными в заливе являются 34 вида (с частотой встречаемости хотя бы в одном из горизонтов ≥ 30 %), составляющие 33.4 % от общего видового списка. Многие из них (*C. pilulifera, C. costata, D. viridis, G. furcata, N. larix, S. miyabei, S. pallidum, U. fenestrata* и др.) нередко являются доминантами растительных сообществ (Христофорова и др., 2007). Остальные виды встречаются реже; при этом 29 видов (28.7 % от списка), включая 6 видов зеленых, 7 бурых и 16 видов красных водорослей, за весь период исследования были найдены лишь однажды, т. е. являются редкими для данной акватории.

Видовые особенности вегетации и продолжительности жизни определяют сезонные различия во флористическом составе залива Находка. Весной в заливе обнаружено 47, летом — 79, осенью — 67 видов (рис. 3). При этом на протяжении трех сезонов вегетирует 31 вид.

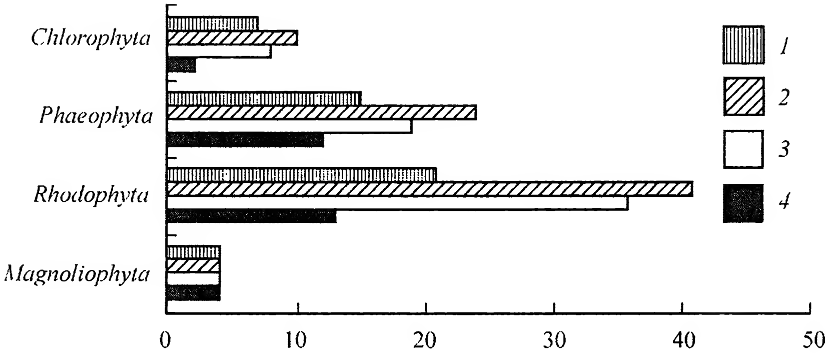


Рис. 3. Число видов макрофитов в заливе Находка весной (*1*), летом (2), осенью (*3*) и количество видов, вегетирующих в три сезона (*4*).

По оси абсцисс — число видов.

Только весной отмечены 6 видов: *Blidingia minima, Codium fragile, Monostroma grevillei, Urospora penicilliformis* (*Chlorophyta*), *Laminaria cichorioides* (*Phaeophyta*) и *Hollenbergia subulata* (*Rhodophyta*). Однако, если *B. minima, M. grevillei* и *U. penicilliformis* в заливе Петра Великого вегетируют преимущественно при низкой температуре воды, то остальные растут в широком температурном диапазоне и могут встречаться в различные сезоны (Перестенко, 1980).

Исключительно в летний период встречались 13 видов (4 вида зеленых, 3 бурых и 6 видов красных водорослей). Только осенью отмечены 14 видов (3, 2 и 9 видов соответственно). В целом во флоре залива 33 вида были отмечены лишь в один из сезонов, при этом летом и осенью число сезонных видов было в 2 раза больше, чем весной (табл. 1).

ТАБЛИЦА 3

Биогеографический состав морской флоры залива Находка

Биогеографические элементы флоры	Доля от общей флоры, %	Биогеографические элементы флоры	Доля от общей флоры, %
Умеренно-тепловодные		Холодноводные	
Бореально-тропический	8.9	Бореально-арктический	5.9
Бореально-субтропическо-нотальный	0.9	Бореально-арктическо-нотальный	2.9
Бореально-тропическо-нотальный	10.9	Бореально-нотальный	2.9
Низкобореально-субтропический	0.9	Амфибореальный широкобореальный	6.9
Тихоокеанский бореально-тропический	2.9	Тихоокеанский широкобореальный	14.8
Тихоокеанский низкобореально-тропический	1.9	Приазиатский широкобореальный	5.9
Тихоокеанский широкобореально-субтропический	0.9	Всего	39.3
Тихоокеанский низкобореальный	0.9	Космополитный	1.9
Приазиатский низкобореально-субтропический	14.8		
Приазиатский низкобореальный	15.8		
Всего	58.8		

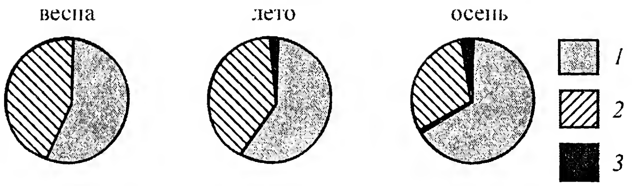


Рис. 4. Соотношение (%) тепло- и холодноводных видов в заливе Находка в разные сезоны.
1 — умеренно-тепловодные виды, *2* — холодноводные виды, *3* — космополитные виды.

ТАБЛИЦА 4

Число видов водорослей и морских трав, найденных в заливах Восток и Находка Японского моря в начале 2000-х годов (Христофорова и др., 2007)

Залив	Число видов					Число общих видов					Виды, найденные в одном из заливов	
	Chl	*Ph*	*Rh*	*Mag*	итого	*Chl*	*Ph*	*Rh*	*Mag*	итого	количество	названия видов
Восток	19	29	63	3	114	16	21	44	3	84	29	*Acrosiphonia saxatilis, Acrothrix pacifica, Ahnfeltiopsis flabelliformis, Analipus gunjii, Champia parvula, Chrysimenia wrightii, Coccotylus orientalis, Dasya sessilis, Delesseria serrulata, Dictyopteris divaricata, Dumontia contorta, Gracillaria textorii, Halothrix lumbricalis, Heterosiphonia japonica, Hyalosiphonia caespitosa, Kornmannia leptoderma, Laurencia saitoi, Masudaphycus irregulare, Mazzaella japonica, Nienburgella angusta, Odonthalia annae, Peyssonnelia pacifica, Pilayella littoralis, Pneophyllum zostericolum, Polysiphonia yendoi, Punctaria latifolia, Spongomorpha heterocladia, Symphyocladia marchantioides, Undaria pinnatifida*
Находка	17	28	52	4	101						16	***Agarum clathratum, Branchioglossum nanum, Cladophora speciosa, Coilodesme japonica,*** *Colaconema daviesii, Corynophlaea globulifera, Erythrocladia irregularis, Hollenbergia subulata, Laminaria gurjanovae,* ***Ptilota phacelocarpoides,*** *Rhodophysema elegans,* ***Saundersella simplex, Sphaerotrichia divaricata,*** *Lithophyllum dispar,* ***Tokidea corticata, Zostera japonica***

Примечание. *Chl — Chlorophyta*, *Mag — Magnoliophyta*, *Ph — Phaeophyta*, *Rh — Rhodophyta*. Жирным шрифтом выделены виды, которые в 1970—1990-е годы встречались и в заливе Восток.

Состав биогеографических элементов во флоре залива приведен в табл. 3. Преобладают приазиатские низкобореальные (15.8 %), приазиатские низкобореально-субтропические (14.8 %) и тихоокеанские широкобореальные (14.8 %) виды. Велика также доля бореально-тропическо-нотальных (10.9 %) и бореально-тропических (8.9 %) видов. По соотношению числа умеренно-тепловодных и холодноводных видов флора залива в целом является умеренно-тепловодной.

Анализ сезонных изменений в биогеографическом составе показал (рис. 4), что доля тепловодных видов минимальна весной, увеличивается летом и достигает максимальных значений в осенний период. Напротив, доля холодноводных элементов с весны до осени уменьшается. При этом, если весной количество тепло- и холодноводных видов примерно одинаково, то к осени тепловодных видов становится в 2.3 раза больше, чем холодноводных (рис. 4). Очевидно, что летний прогрев воды стимулирует развитие многих тепловодных видов (например, бореально-тропических красных водорослей *Chondria dasyphylla, Grateloupia turuturu, Lomentaria hakodatensis* и др.), в то время как различные холодноводные виды (например, бореально-арктический *D. viridis,* тихоокеанский широкобореальный *C. costata* и др.) летом заканчивают вегетацию.

Сравнение видового состава макрофитов залива Находка с данными по флоре соседнего залива Восток, полученными по аналогичной методике в 2000—2004 гг. (Коженкова, Галышева, 2004; Христофорова и др., 2007; Коженкова, 2008), показало большое сходство видовых списков двух заливов — общими для них в начале 2000-х годов были 84 вида. При этом 29 видов были отмечены только в заливе Восток и 16 видов — только в заливе Находка (табл. 4). Однако сводный список флоры залива Восток, составленный на основе синтеза авторских и литературных данных за три десятилетия начиная с 1970-х годов и насчитывающий 161 вид растений, в том числе 25 видов зеленых, 42 вида бурых, 90 видов красных водорослей и 4 вида морских трав (Коженкова, 2008), включает также и 9 видов, которые в 2000-е годы не были найдены в заливе Восток, но росли в заливе Находка. Таким образом, только 7 видов (2 вида бурых и 5 видов красных водорослей), обнаруженных во флоре залива Находка, никогда ранее не отмечались в расположенном к западу от него заливе Восток (табл. 4).

Заключение

Результаты настоящего исследования могут служить в дальнейшем для выявления изменений состава флоры залива Находка под влиянием как глобальных климатических, так и региональных антропогенных факторов. Как известно, одним из проявлений глобального потепления климата является проникновение в воды умеренной зоны новых субтропических и тропических видов. В заливе Петра Великого Японского моря этот процесс уже отмечается по рыбам — южным мигрантам (Соколовский, Соколовская, 2005). Нами на примере залива Восток также выявлена тенденция к увеличению тепловодных видов водорослей в последние десятилетия. Так, в 1970-е годы доля тепловодных видов водорослей в заливе Восток была наименьшей за весь исследуемый период и составляла 56 %. В первой половине 2000-х годов количество тепловодных видов составило 62 % (Коженкова, 2008). Биогеографический анализ флоры выявил тенденцию увеличения доли биполярных видов, характеризующихся распространением как в Северном, так и в Южном полушарии. Можно полагать, что флора залива Восток постепенно изменяется не только в результате потепления климата, но и за счет инвазии новых видов, привнесенных в дальневосточный регион с биообрастаниями и балластными водами судов дальнего плавания.

Для залива Находка, где в ближайшие годы ожидается увеличение международных транспортных перевозок в связи со строительством трубопроводной системы «Восточная Сибирь—Тихий океан», проблема биоинвазий может стать одной из наиболее актуальных. В связи с этим целесообразно проведение регулярных исследований его флористического состава.

Благодарности

Автор благодарит Н. К. Христофорову (Дальневосточный гос. ун-т) за организацию исследований современного экологического состояния залива Находка. Выражает признательность сотрудникам, аспирантам и студентам за помощь в отборе проб макробентоса. Также благодарит Л. П. Перестенко (БИН РАН) за консультации при определении некоторых видов водорослей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белан Т. А. Особенности обилия и видового состава бентоса в условиях загрязнения (залив Петра Великого, Японское море): Дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2001. 137 с.

Братчиков Н. Мировые ворота России // Парламентская газета на Дальнем Востоке. 2007. № 15. http://www.parldv.ru/index.php?mod=art show&id art=230

Ващенко М. А. Загрязнение залива Петра Великого Японского моря и его биологические последствия // Биология моря. 2000. Т. 26. № 3. С. 149—159.

Звягинцев А. Ю. Изучение морского обрастания в Институте биологии моря ДВО РАН (1968—2006 гг.) // Вестн. ДВО РАН. 2007. № 4. С. 3—16.

Зинова А. Д. К вопросу о фитогеографическом районировании прибрежной полосы Мирового океана // Конф. по совместным исследованиям фауны и флоры. Тез. докл. Л., 1962. С. 1—9.

Кафанов А. И., Жуков В. Е. Прибрежное сообщество водорослей-макрофитов зал. Посьета (Японское море). Владивосток, 1993. 154 с.

Кашенко Н. В. Видовой состав и количественное распределение макрофитов на литорали и в верхней сублиторали острова Фуругельма (залив Петра Великого Японского моря) // Биология моря. 2002. Т. 28. № 3. С. 181—186.

Кашенко Н. В. Донные сообщества макрофитов залива Восток Японского моря // Биология моря. 1999. Т. 25. № 5. С. 360—364.

Кашин И. А., Багавеева Э. В., Чаплыгина С. Ф. Сообщества обрастания гидротехнических сооружений в заливе Находка (Японское море) // Биология моря. 2003. Т. 29. № 5. С. 307—319.

Клочкова Н. Г. Флора водорослей-макрофитов Татарского пролива (Японское море) и особенности ее формирования. Владивосток, 1996. 292 с.

Коженкова С. И. Ретроспективный анализ морской флоры залива Восток Японского моря // Биология моря. 2008. Т. 34. № 3. С. 159—174.

Коженкова С. И., Галышева Ю. А. Макрофитобентос литорали залива Восток (Японское море) — весенне-летний период // Географические и геоэкологические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток, 2004. С. 73—89.

Кусакин О. Г. Состав и распределение макробентоса в осушной зоне острова Симушир Курильской гряды // Прибрежные сообщества дальневосточных морей. Владивосток, 1976. С. 5—20.

Кусакин О. Г., Иванова М. Б., Цурпало А. П. и др. Список видов животных, растений и грибов литорали дальневосточных морей России. Владивосток, 1997. 168 с.

Макиенко В. Ф. Водоросли-макрофиты залива Восток (Японское море) // Биология моря. 1975. Т. 1. № 2. С. 45—57.

Мильчакова Н. А., Айзель В., Эрдуган Х. Систематический состав и распространение красных водорослей (*Rhodophyceae* excl. *Ceramiales*) Черного моря // Альгология. 2006. Т. 16. № 2. С. 227—245.

Наумов Ю. А. Антропогенез и экологическое состояние геосистемы прибрежно-шельфовой зоны залива Петра Великого Японского моря. Владивосток, 2006. 300 с.

Огородникова А. А. Эколого-экономическая оценка воздействия береговых источников загрязнения на природную среду и биоресурсы залива Петра Великого. Владивосток, 2001. 193 с.

Перестенко Л. П. Водоросли залива Петра Великого. Л., 1980. 232 с.

Перестенко Л. П. О принципах зонального биогеографического районирования шельфа Мирового океана и о системах зон // Морская биогеография. Предмет, методы, принципы районирования. М., 1982. С. 99—114.

Соколовский А. С., Соколовская Т. Г. Климат, рыбрый промысел и динамика разнообразия ихтиофауны залива Птера Великого на вековом срезе // Вестн. ДВО РАН. 2005. № 1. С. 43—50.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Том 2 / Отв. ред. С. С. Харкевич. Л., 1987. 446 с.

Христофорова Н. К., Кожейкова С. И., Галышева Ю. А. Оценка тенденций изменения макрофитобентоса, гидрохимических и микробиологических характеристик заливов Восток и Находка в связи с вариациями антропогенной нагрузки // Реакция морской биоты на изменения природной среды и климата. Владивосток, 2007. С. 37—80.

Шулькин В. М. Металлы в экосистемах морских мелководий. Владивосток, 2004. 279 с.

Щапова Т. Ф. Литоральная флора материкового побережья Японского моря // Тр. Ин-та океанол. АН СССР. 1957. Т. 23. С. 21—66.

Algaebase: listing the world's algae // www.algaebase.org, 2007

Gabrielson P. W., Widdowson T. B., Lindstrom S. C. et al. Keys of the benthic marine algae and seagrasses of British Columbia, Southeast Alaska, Washington and Oregon. Vancouver, 2000. 189 p.

Hayden H. S., Blomster J., Maggs C. A. et al. Linnaeus was right all along: Ulva and *Enteromorpha* are not distinct genera // European J. Phycol. 2003. Vol. 38. P. 277—294.

Lane C. E., Mayes C., Druehl L. D., Saunders G. W. A multi-gene molecular investigation of the kelp (*Laminariales, Phaeopyceae*) supports substantial taxonomic re-organization // J. Phycol. 2006. Vol. 42. P. 493—512.

Nagai M. Marine algae of the Kurile Islands. 2 // J. Fac. Agric. Hokkaido Imp. Univ. 1941. Vol 46. Part 2. P. 139—310.

Yoshida T. Marine algae of Japan. Tokyo, 1998. 1222 p.

SUMMARY

In 2003—2005, 101 macrophyte species were revealed in the Nakhodka Bay of the Sea of Japan, including 17 green alga species, 28 brown algae species, 52 red algae species and 4 seaweed species. 19 species were recorded in the upper littoral zone, 65 in the lower littoral zone, 58 in the sublittoral edge and 63 species in the sublittoral (down to 18 m deep). The highest diversity of green and brown algae is peculiar for the lower littoral zone, whereas high red algae diversity is typical of the sublittoral. The data on seasonal dynamics and frequency of occurrence of the macrophytes are also been presented. The flora of the bay is moderately warmwater. Predominating biogeographical elements are as follows: Asian low-boreal (15.8 % of the flora total), Asian low-boreal-subtropical (14.8 %) and Pacific high-boreal (14.8 %).

УДК 582.29 (268.45 : 470.111)

© Г. П. Урбанавичюс,[1] О. В. Лавриненко,[2] И. Н. Урбанавичене[3]

ЛИШАЙНИКИ ОСТРОВА ДОЛГИЙ И БЛИЗЛЕЖАЩИХ ОСТРОВОВ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

G. P. URBANAVICHUS, O. V. LAVRINENKO, I. N. URBANAVICHENE. THE LICHENS OF DOLGII AND ADJACENT ISLANDS OF THE BARENTS SEA

[1] Институт проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН
184209 Мурманская обл., Апатиты, ул. Ферсмана, 14а
E-mail: urban@aprec.ru
[2] Управление Росприроднадзора по НАО
166000 Нарьян-Мар, ул. Рабочая, 39а
E-mail: ecos@atnet.ru
[3] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: urbirina@yandex.ru

Поступила 06.04.2006
Окончательный вариант получен 28.11.2008

Впервые представлен список лишайников (252 вида) о-ва Долгий и близлежащих малых островов юго-восточной части Баренцева моря. Основу лихенофлоры составляют виды с циркумареалами в пределах Голарктики (93 %); 54 % флоры являются характерными для Арктики (представлены арктическими и арктовысокогорными видами). Новыми для лихенофлоры Канино-Печорской подпровинции Арктической флористической области являются 138 видов, 39 родов, 12 семейств. Виды *Frigidopyrenia bryoslipa*, *Rinodina muscicola*, *Thelenella sordidula* — новые для лихенофлоры России.

Ключевые слова: лишайники, биоразнообразие, Арктика, о-в Долгий, Баренцево море, Ненецкий заповедник.

О-в Долгий с группой близлежащих малых островов Матвеев, Голец, Бол. и Мал. Зеленцы относятся к территории Государственного природного заповедника «Ненецкий» и расположены в юго-восточной шельфовой части Баренцева моря (рис. 1) между 69°00′ и 69°30′ с. ш. и 58°30′ и 59°30′ в. д. в 9 км (о-в Мал. Зеленец) от материка (мыс Медынский Заворот). В административном отношении острова входят в состав Ненецкого автономного округа.

Климат района — морской арктический. Среднемесячные температуры января –18 °С, июля — + 8 °С. Продолжительность вегетационного периода 70 дней. В холодное время года (с октября по март) преобладают юго-западные ветры, в теплое — северные. Средняя скорость ветра изменяется от 5—6 м/с (летом) до 7—8 м/с (зимой). Среднегодовое количество осадков 400 мм, из них 65—70 % выпадает в теплый период. Снежный покров невысокий, средняя его мощность 50 см. Устойчивый снежный покров держится 225 дней. Относительная влажность воздуха в течение всего года 87 % (Агроклиматические.., 1986).

О-в Долгий (крупнейший из обследованных) вытянут с северо-запада на юго-восток на 39 км, максимальная ширина достигает 3.7 км, площадь около 90 км^2. Площади остальных островов значительно меньше: Матвеев — 6 км^2, Голец — 1, Бол. Зеленец — 8 и Мал. Зеленец — 1.5 км^2. Все острова сложены нерасчлененными отложениями силурийской и девонской систем, перекрытых современными морскими отложениями: галечники, суглинки, редко пески (Атлас.., 1976).

Многообразие форм рельефа и почвенного покрова обусловливает разнообразие субстратов, на которых поселяются лишайники. Каменистый субстрат представлен выходами карбонатных горных пород (скалистые останцы на приморских террасах и выдающиеся в море скалистые мысы), галечниками, из которых сложены береговые валы, щебнем на поверхности тянущихся вдоль побережья и сложен-

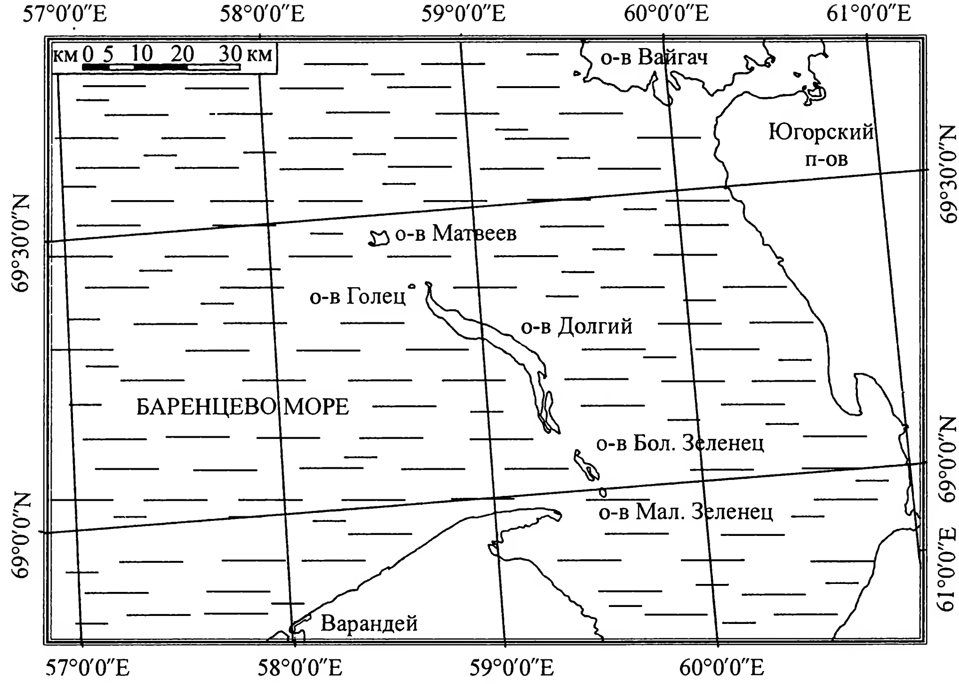


Рис. 1. Картосхема района исследований.

ных осадочными породами грядовых возвышенностей. Древесный субстрат представлен кустарниками (7 видов ив и карликовая береза) и плавником (бревна, доски, комли деревьев, коряги), обильно покрывающим береговые валы западных побережий. Кроме того, на островах имеются деревянные приметные кресты, возраст которых более 100 лет, триангуляционные вышки, установленные в середине прошлого столетия, старые строения и баркасы. На мысе Север-Саля о-ва Долгий (кладбище Сибирское становье) сохранились остатки крестов, возраст которых около 280 лет. Лишайники преимущественно накипной жизненной формы поселяются на пятнах обнаженного торфа в плоскобугристых болотах, на суглинистых пятнах-медальонах в пятнистых тундрах, иногда на редких обнажениях песка. Некоторые виды могут существовать в условиях умеренного засоления на приморских маршах, развитых на пониженных участках суши и находящихся под постоянным воздействием приливно-отливных явлений.

Группа островов относится к Канино-Печорской подпровинции Европейско-Западносибирской провинции Арктической флористической области (Юрцев и др., 1978). Согласно схеме широтной дифференциации растительного покрова Арктики острова расположены в подзоне типичных или северных гипоарктических тундр (Атлас.., 1976). Зональными сообществами являются осоково (*Carex rupestris, C. misandra*)-дриадовые (*Dryas octopetala*) и осоково-дриадово-кассиопеевые (*Cassiope tetragona*) тундры.

Флора лишайников Канино-Печорской подпровинции почти до конца XX в. оставалась недостаточно изученной, для этой территории было известно всего 173 вида, относящиеся к 59 родам и 29 семействам (Андреев и др., 1996; Andreev et al., 1996). Исследования, проведенные в 1995—2000 гг. в Большеземельской и Малоземельской тундрах (Лавриненко и др., 2000; Лавриненко, 2001а, б; Лавриненко, Лавриненко, 2003), увеличили известное число видов до 230. Флора лишайников о-ва Долгий и близлежащих малых островов ранее изучена не была, в связи с чем основной целью данной работы явилось выявление видового разнообразия лишайников островов юго-восточной части Баренцева моря, входящих в Канино-Печорскую подпровинцию.

Материал и методика

В статье обобщена информация, собранная О. В. Лавриненко в период полевых работ 2003—2005 гг., как в ходе описания растительности (сделано 125 геоботанических описаний), так и при целенаправленных поисках лишайников. Пешими маршрутами был охвачен весь о-в Долгий, а на острова Матвеев, Голец и Бол. Зеленец совершены кратковременные выезды. Микролишайники и частично макролишайники обработаны Г. П. Урбанавичюсом и И. Н. Урбанавичене.

При идентификации лишайников использованы традиционные методы (Окснер, 1974). Номенклатура таксонов на уровне рода и ниже принята в основном по сводке лишайников Фенноскандии (Santesson et al., 2004) с учетом ряда современных изменений, в частности по родам *Bilimbia* De Not. (Veldkamp, 2004), *Biatora* Fr. (Printzen, Otte, 2005) и *Collemopsidium* Nyl. (Fryday, 2004). Цитирование авторов таксонов дано согласно работе P. M. Kirk, A. E. Ansell (1992), систематическая характеристика — по девятому изданию Dictionary of the Fungi (Kirk et al., 2001).

При проведении географического анализа использован традиционный во флористике принцип биогеографических координат с указанием принадлежности видов к широтным и долготным элементам. Признаем некоторую дискуссионность как выделения самих географических элементов, так и отнесения тех или иных видов к определенному географическому элементу. В изученной лихенофлоре рассматриваются арктический (а), арктовысокогорный (ав), бореальный (б), мультизональный (м) и монтанный (мт) элементы. Очевидно, что монтанный элемент не может являться зональным, тем не менее характерные особенности распределения вида в пределах ареала (максимальная встречаемость не на равнинах, а в регионах с выраженной высотной поясностью — главным образом в пределах лесного пояса, обилие, постоянство и другие характеристики) позволяют выделять группу видов, которую мы объединяем в монтанный элемент.

Более объективно отнесение к долготному элементу (типу ареала), что обусловлено главным образом наличием достаточно полноценной информации по современному распространению вида (ареалогическая характеристика). При анализе долготного распространения мы ограничились пределами Северного полушария, объединив рассматриваемые ареалы евразоамериканского (еаа) распространения, голарктического (гол) и мультирегионального (м) (выходящие за пределы Голарктики и/или Северного полушария) в циркум ареалы (ц). Помимо названных, выделены группы видов с европейским (е), евразиатским (еаз) и евроамериканским (еам) типами ареалов.

В основу отнесения к той или иной субстратной группе мы принимаем облигатное либо преимущественное обитание вида на данном типе субстрата, признавая достаточную условность такого разделения. Так, зачастую трудно однозначно отнести к четко определенной эколого-субстратной категории лишайник, обитающий на субстрате переходного состояния, например на растительных остатках высших сосудистых растений, отмирающих мхах и живых частях этих растений, на органическом и минеральном слое почвы. Нами выделены следующие субстратные группы: виды, обитающие на почве (п), на каменистом субстрате (к), на мхах (м), на древесине (д) и на растительных остатках (р).

Результаты и их обсуждение

Для исследуемой территории выявлено 252 вида и 8 внутривидовых таксонов лишайников (табл. 1), относящихся к 87 родам и 37 семействам. Один таксон определен до уровня рода — _Lecidella_ sp. (отличается от близких видов рода с неинсперсным гимением и окрашенным гипотецием значительно более крупными размерами спор — 22—25 × 12—15 мкм, сплошным, хорошо развитым талломом белого цве-

ТАБЛИЦА 1

Список видов лишайников о-ва Долгий и близлежащих островов

Вид	Элемент		Субстрат	Сообщество
	широтный	долготный		
*_Acarospora fuscata_ (Schrad.) Th. Fr.	м	м	к	
*_A. scabrida_ Hedl. ex H. Magn. var. _novae-zemliae_ (H. Magn.) N. S. Golubk.	ав	м	к	
*_A. smaragdula_ (Wahlenb.) A. Massal.	мт	м	к	
* _Agonimia gelatinosa_ (Ach.) Brand et Diederich	ав	еаа	п	1б, 5, 7, 10б
Alectoria nigricans (Ach.) Nyl.	ав	м	п	4—6, 9, 10а
A. ochroleuca (Hoffm.) A. Massal.	ав	м	п	5, 10а
Amandinea punctata (Hoffm.) Coppins et Scheid.	м	м	д	
*_Arctomia interfixa_ (Nyl.) Vain.	ав	еаа	п	
*_Arthonia lapidicola_ (Taylor) Branth et Rostr.	мт	гол	к	
*_Aspicilia_ cf. _dendroplaca_ (H. Magn.) Oxner	а	е	к	
*_A. disserpens_ (Zahlbr.) Räsänen	а	еаа	к	
*_Bacidia bagliettoana_ (A. Massal. et De Not.) Jatta	м	м	р	1а и б, 2, 4, 5, 10а
*_Bacidia illudens_ (Nyl.) Lynge	ав	еаа	р	5, 10а и б
*_B. subincompta_ (Nyl.) Arnold	б	гол	р	
*_B. trachona_ (Ach.) Lettau	ав	еаа	к	
*_Bacidina egenula_ (Nyl.) Vězda	б	еаа	к	
*_Biatora pallens_ (Kullh.) Printzen	б	еаа	р	1б
*_B. subduplex_ (Nyl.) Printzen	ав	еаа	р	1б, 2—5, 8, 10а и б
*_Bilimbia accedens_ Arnold	мт	еам	м	4
Bilimbia lobulata (Sommerf.) Hafellner et Coppins	ав	м	п	3—5, 10а, 10б
*_B. microcarpa_ (Th. Fr.) Th. Fr.	мт	еаа	м	1б, 8
Bryocaulon divergens (Ach.) Kärnefelt	ав	еаа	п	4—6, 9, 10а
*_Bryonora castanea_ (Hepp) Poelt	ав	еаа	м	
Bryoria chalybeiformis (L.) Brodo et D. Hawksw.	ав	м	п	
B. nitidula (Th. Fr.) Brodo et D. Hawksw.	ав	еаа	п	4—6, 9, 10а
B. simplicior (Vain.) Brodo et D. Hawksw.	б	еаа	д	
Buellia disciformis (Fr.) Mudd	м	м	д	
*_B. epigaea_ (Pers.) Tuck.	м	м	п	5, 10а
*_B. insignis_ (Nägeli ex Hepp) Körb.	ав	еаа	м	
*_B. papillata_ (Sommerf.) Tuck.	ав	м	м	3, 5,10а
*_Caloplaca alociza_ (A. Massal.) Mig.	мт	еаз	к	
*_C. ammiospila_ (Wahlenb.) H. Olivier	ав	м	м	1—5, 7, 10а и б
*_C. caesiorufella_ (Nyl.) Zahlbr.	ав	еаа	д	1б, 7, 8
C. cerina (Ehrh. ex Hedw.) Th. Fr. var. _cerina_	м	м	д	1б, 5
C. cerina var _chloroleuca_ (Sm.) Th. Fr.			м	1б, 4, 5, 7, 10а и б
*_C._ cf. _chrysodeta_ (Vain. ex Räsänen) Dombr.	мт	м	к	

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Элемент		Субстрат	Сообщество
	широтный	долготный		
**Caloplaca citrina* (Hoffm.) Th. Fr.	м	м	к	1а и б, 2, 5, 10а
**C. fraudans* (Th. Fr.) H. Olivier	а	еаа	д	
**C. lithophila* H. Magn.	м	еаа	к	
**C. sibirica* H. Magn.	а	еаз	м	4, 5, 10а
**Candelariella aurella* (Hoffm.) Zahlbr.	м	м	к	2
C. vitellina (Hoffm.) Müll. Arg.	м	м	к	
**Carbonea vorticosa* (Flörke) Hertel	ав	м	к	
**Catapyrenium cinereum* (Pers.) Körb.	ав	м	п	3
Cetraria aculeata (Schreb.) Fr.	ав	м	п	3, 4, 5
C. ericetorum Opiz	ав	м	п	5
C. islandica (L.) Ach. subsp. *islandica*	б	м	п	5, 7, 8, 11
C. islandica var. *crispiformis* (Räsänen) Kärnefelt			п	5—9, 10а
C. muricata (Ach.) Eckfeldt	ав	м	п	
C. sepincola (Ehrh.) Ach.	б	м	д	
Cetrariella delisei (Bory ex Schaer.) Kärnefelt et Thell	ав	м	п	1б, 4—8, 10а и б
C. fastigiata (Delise ex Nyl.) Kärnefelt et Thell	ав	еаа	п	7, 11
Cladonia acuminata (Ach.) Norrl.	б	м	п	1а и б, 8
C. amaurocraea (Flörke) Schaer.	б	м	п	5, 7—9, 10а
C. arbuscula (Wallr.) Flot. subsp. *squarrosa* (Wallr.) Ruoss	б	м	п	2, 5—9, 10а, 11
C. arbuscula subsp. *mitis* (Sandst.) Ruoss			п	5, 7, 8, 9, 10а
C. bellidiflora (Ach.) Schaer.	ав	м	п	7, 9
C. cariosa (Ach.) Spreng.	б	м	п	1а и б
C. chlorophaea (Flörke ex Sommerf.) Spreng.	б	м	п	1б, 10а
C. coccifera (L.) Willd.	б	м	п	3, 7—9, 10а
C. coniocraea (Flörke) Spreng.	б	м	п	7
C. cornuta (L.) Hoffm. subsp. *groenlandica* (E. Dahl) Ahti	ав	еаа	п	10а
C. crispata (Ach.) Flot.	б	м	п	4, 5, 9
C. cyanipes (Sommerf.) Nyl.	ав	еаа	п	7, 8
C. decorticata (Flörke) Spreng.	б	м	п	9
C. deformis (L.) Hoffm.	б	м	п	10а
C. furcata (Huds.) Schrad.	б	м	п	7, 8
C. gracilis (L.) Willd. subsp. *gracilis*	б	м	п	
C. gracilis subsp. *elongata* (Wulfen) Vain.		м	п	4—9, 10а, 11
C. grayi G. Merr. ex Sandst.	б	м	п	7
C. macroceras (Delise) Hav.	ав	еаа	п	3—5, 7—9, 10а
C. macrophylla (Schaer.) Stenh.	ав	еаа	п	1а и б, 9, 10б
**C. macrophyllodes* Nyl.	б	м	п	4, 5
**Cladonia merochlorophaea* Asahina	б	м	п	1б
C. phyllophora Hoffm.	б	м	п	7
C. pleurota (Flörke) Schaer.	б	м	п	9
**C. pocillum* (Ach.) Grognot	м	м	п	1б, 3—10
C. pyxidata (L.) Hoffm.	м	м	п	5, 10а
C. rangiferina (L.) F. H. Wigg.	б	м	п	7, 9, 10а, 11
C. squamosa Hoffm.	б	м	п	1б, 8, 9, 10а и б
C. stricta (Nyl.) Nyl.	ав	еаа	п	1б, 5, 7, 8
C. stygia (Fr.) Ruoss	ав	еаа	п	9, 11
C. subfurcata (Nyl.) Arnold	б	еаа	п	7—9, 11
C. subulata (L.) F. H. Wigg.	б	м	п	7

Вид	Элемент		Субстрат	Сообщество
	широтный	долготный		
C. sulphurina (Michx.) Fr.	б	м	п	10а
**C. trassii* Ahti	ав	м	п	9
C. uliginosa (Ahti) Ahti	б	еаа	п	7
C. uncialis (L.) F. H. Wigg.	б	м	п	5, 7, 9, 10а
**Collema ceraniscum* Nyl.	ав	еаа	п	4, 5, 10а и б
**C. undulatum* Laurer ex Flot.	ав	еаа	к	
Dactylina arctica (Richards.) Nil.	ав	еаа	п	5, 7, 9, 10а
**Diplotomma pulverulentum* (Anzi) D. Hawksw.	ав	м	р	
Farnoldia jurana (Schaer.) Hertel	ав	еаа	к	
**F. micropsis* (A. Massal.) Hertel	ав	еаа	к	
Flavocetraria cucullata (Bellardi) Kärnefelt et Thell	ав	м	п	5, 7—9, 10а
F. nivalis (L.) Kärnefelt et Thell	ав	м	п	2, 4—9, 10а
**Frigidopyrenia bryospila* (Nyl.) Grube	ав	еам	м	10б
Frutidella caesioatra (Schaer.) Kalb	ав	м	м	1б
**Fulgensia bracteata* (Hoffm.) Räsänen ssp. *bracteata* var. *alpina* (Th. Fr.) Räsänen	ав	м	п	4, 5, 10а и б
**Gyalecta foveolaris* (Ach.) Schaer.	ав	еаа	п	4, 10а и б
**Hymenelia melanocarpa* (Kremp.) Arnold	ав	еаа	к	
**H. rhodopis* (Sommerf.) Lutzoni	ав	еаа	к	
Hypogymnia austerodes (Nyl.) Räsänen	б	м	м	
H. bitteri (Lynge) Ahti	б	м	д	
H. physodes (L.) Nyl.	б	м	д	
H. subobscura (Vain.) Poelt	ав	еаа	м	5
H. tubulosa (Schaer.) Hav.	б	м	д	
H. vittata (Ach.) Parrique	б	м	м	
Japewia tornoënsis (Nyl.) Tønsberg	б	еаа	д	10а
**Lecania subfuscula* (Nyl.) S. Ekman	ав	еаа	м	1а и б, 2, 7
**Lecanora albescens* (Hoffm.) Branth et Rostr.	м	м	к	
**L. atrosulphurea* (Wahlenb.) Ach.	ав	еаа	к	
**L. boligera* (Norman ex Th. Fr.) Hedl.	б	еаа	р	
**L. cenisia* Ach.	ав	гол	к	
**L. circumborealis* Brodo et Vitik.	б	м	д	
**L.* cf. *contractula* Nyl.	ав	еаа	к	
**L. crenulata* Hook.	м	м	к	
**L. dispersa* (Pers.) Sommerf.	м	м	к	
L. epibryon (Ach.) Ach.	ав	м	м	1б, 2—6, 10а и б
**L. hagenii* (Ach.) Ach. v. *fallax* Hepp	а	еаа	р	
**L.* cf. *helicopis* (Wahlenb.) Ach.	б	еам	к	
**L. leptacinella* Nyl.	ев	еаа	м	1б, 5
**L. orae-frigidae* R. Sant.	а	еаа	д	
**L. perpruinosa* Fröberg	м	е	к	
L. polytropa (Ehrh. ex Hoffm.) Rabenh.	м	м	к	
L. symmicta (Ach.) Ach.	м	м	д	
**L. xylophila* Hue	б	еам	д	
**L. zosterae* (Ach.) Nyl.	ав	еаа	д	1а и б
**Lecidea atrobrunnea* (Ramond ex Lam. et DC.) Schaer.	ав	м	к	
**L. ementiens* Nyl.	ав	еаа	м	5, 11
**L. fuscoatra* (L.) Ach.	мт	м	к	
**L. lapicida* (Ach.) Ach. var. *lapicida*	ав	м	к	

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Элемент		Субстрат	Сообщество
	широтный	долготный		
Lecanora lapicida var. *panterina* Ach.			к	
**L. ramulosa* Th. Fr.	ав	еаа	м	1б, 2, 4, 5, 10а и б
**L. septentrionalis* Th. Fr.	ав	еаз	м	10б
**L. syncarpa* Zahlbr.	ав	еаа	к	
**Lecidella elaeochroma* (Ach.) M. Choisy	м	м	д	
**L. patavina* (A. Massal.) Knoph et Leuckert	ав	м	к	
**L. scabra* (Taylor) Hertel et Leuckert	мт	еаа	к	
**L. stigmatea* (Ach.) Hertel et Leuckert	м	м	к	
**L. subcongrua* (Vain. nom. illegit.) comb. ined.	мт	еаз	к	
**L. wulfenii* (Hepp) Körb.	ав	м	м	1а и б, 3—5, 11
Lecidella sp.			к	
**Lecidoma demissum* (Rutstr.) Gutth. Schneid. et Hertel	ав	м	п	
**Leciophysma finmarkicum* Th. Fr.	ав	еаа	п	4
**Leptogium imbricatum* P. M. Jørg.	ав	еаа	п	1б, 2, 5, 10б
**L. lichenoides* (L.) Zahlbr.	мт	гол	п	1б
Lichenomphalia hudsoniana (H. S. Jenn.) Redhead et al.	мт	еаа	м	9
Lobaria linita (Ach.) Rabenh.	ав	гол	п	7, 9
**Lopadium coralloideum* (Nyl.) Lynge	ав	еаа	п	
L. pezizoideum (Ach.) Körb.	ав	еаа	п	10а
Megaspora verrucosa (Ach.) Hafellner et V. Wirth	ав	м	р	4, 5, 10а и б
Melanelia olivacea (L.) Essl.	б	м	д	
Micarea incrassata Hedl.	ав	м	р	4, 5
**M. lignaria* (Ach.) Hedl.	мт	м	р	
**M. ternaria* (Nyl.) Vězda	мт	еаа	м	
**M. turfosa* (A. Massal.) Du Rietz	ав	еаа	р	1б, 7, 10б, 11
**Miriquidica garovaglii* (Schaer.) Hertel et Rambold	ав	еаа	к	
**M. instrata* (Nyl.) Hertel et Rambold	мт	еаа	к	
**M. nigroleprosa* (Vain.) Hertel et Rambold	ав	еаз	к	
**Mycobilimbia berengeriana* (A. Massal.) Hafellner et V. Wirth	ав	еаа	р	10б
M. carneoalbida (Müll. Arg.) S. Ekman et Printzen	б	еаа	м	1б, 5, 10а и б
**M. hypnorum* (Lib.) Kalb et Hafellner	ав	гол	м	1б, 5, 7, 10б
M. tetramera (De Not.) Vitik. et al.	ав	еаа	м	7
Nephroma expallidum (Nyl.) Nyl.	ав	еаа	п	9
Ochrolechia androgyna (Hoffm.) Arnold	ав	м	р	1б, 2—10
O. frigida (Sw.) Lynge	ав	м	м	2—10
O. inaequatula (Nyl.) Zahlbr.	ав	еаа	м	7, 9
O. upsaliensis (L.) A. Massal.	ав	м	р	5, 10а
Parmelia omphalodes (L.) Ach.	ав	м	к	4
**Parmelia skultii* Hale	а	еам	м	3, 10а
P. sulcata Taylor	м	м	д	
Parmeliopsis ambigua (Wulfen) Nyl.	б	м	д	
P. hyperopta (Ach.) Arnold	б	м	д	
Peltigera aphthosa (L.) Willd.	б	м	п	8, 10а
P. canina (L.) Willd.	м	м	п	7
**P. frippii* Holt.-Hartw.	ав	еаа	п	7, 8
**P. hymenina* (Ach.) Delise	б	гол	п	8

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Элемент		Субстрат	Сообщество
	широтный	долготный		
**P. lepidophora* (Nyl. ex Vain.) Bitter	мт	м	п	7
P. malacea (Ach.) Funck	б	м	п	
P. polydactylon (Neck.) Hoffm.	б	м	п	7—9
P. ponojensis Gyeln.	б	еаа	п	7
P. praetextata (Flörke ex Sommerf.) Zopf	б	м	п	7
P. rufescens (Weiss) Humb.	м	м	п	10а и б
P. scabrosa Th. Fr.	ав	м	п	7—9
P. scabrosella Holt.-Hartw.	ав	еаа	п	7, 9, 11
Pertusaria dactylina (Ach.) Nyl.	ав	м	р	4, 5, 9, 10а и б
P. geminipara (Th. Fr.) C. Knight ex Brodo	ав	еаа	м	
P. glomerata (Ach.) Schaer.	ав	еаа	р	5, 10а и б
**P. octomela* (Norman) Erichsen	ав	еаа	р	4, 5
P. oculata (Dicks.) Th. Fr.	ав	м	р	4—7, 9, 10а и б
P. panyrga (Ach.) A. Massal.	ав	м	р	2, 4—6, 10а и б
**Phaeophyscia kairamoi* (Vain.) Moberg	б	еаа	п	
**P. sciastra* (Ach.) Moberg	ав	м	к	
**Physcia caesia* (Hoffm.) Fürnr.	м	м	к	
**P. dubia* (Hoffm.) Lettau	м	м	к	
**Physconia muscigena* (Ach.) Poelt	ав	м	п	3, 4
**Placynthium nigrum* (Huds.) Gray	м	м	к	
**Polyblastia bryophila* Lönnr.	ав	еаа	м	4, 10б
**P. cupularis* A. Massal.	ав	еаа	к	
**P. hyperborea* Th. Fr.	ав	еаа	к	
**P. sendtneri* Kremp.	ав	еаа	р	5, 10б
**P. terrestris* Th. Fr.	ав	еаа	п	10б
**Protoblastenia calva* (Dicks.) Zahlbr.	ав	м	к	
**P. incrustans* (DC.) J. Steiner	мт	м	к	
**P. rupestris* (Scop.) J. Steiner	м	м	к	
**Protomicarea limosa* (Ach.) Hafellner	ав	м	р	
Protopannaria pezizoides (Weber) P. M. Jørg. et S. Ekman	ав	м	п	7, 8
**Protoparmelia badia* (Hoffm.) Hafellner	ав	м	к	
**Protothelenella sphinctrinoides* (Nyl.) H. Mayrhofer et Poelt	ав	еаа	р	3
Psoroma hypnorum (Vahl) Gray	ав	м	п	1а и б, 7, 8
Ramalina dilacerata (Hoffm.) Hoffm.	б	еаа	д	
**R. pollinaria* (Westr.) Ach.	м	м	д	
R. roesleri (Hochst. ex Schaer.) Hue	б	м	д	
**Rhizocarpon atroflavescens* Lynge	ав	еаа	к	
**R. geminatum* Körb.	ав	м	к	
R. geographicum (L.) DC.	м	м	к	
**R. petraeum* (Wulfen) A. Massal.	ав	м	к	
**R. subgeminatum* Eitner	ав	еаа	к	
**Rinodina calcigena* (Th. Fr.) Lynge	ав	еаа	к	
**R. immersa* (Körb.) Zahlbr.	мт	м	к	
R. mniaraea (Ach.) Körb. var. *mniaraea*	ав	еаа	р	2
R. mniaraea var. *mniaraeiza* (Nyl.) H. Magn.			р	1б, 3, 10а и б
**R. muscicola* H. Magn.		е	м	1б
**R. olivaceobrunnea* C. W. Dodge et G. E. Baker	ав	м	р	
**R. roscida* (Sommerf.) Arnold	ав	еаа	р	3—5, 10а и б
R. turfacea (Wahlenb.) Körb. var. *turfacea*	ав	м	р	1б, 3, 4, 8

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Элемент		Субстрат	Сообщество
	широтный	долготный		
R. turfacea var. *ecrustacea* (Vain.) H. Olivier			р	5
**Sagiolechia protuberans* (Ach.) A. Massal.	ав	еаа	к	
**Santessoniella arctophila* (Th. Fr.) Henssen	ав	еаа	м	1б
**Solorina bispora* Nyl.	ав	еаа	п	4, 5, 10б
S. saccata (L.) Ach.	ав	гол	п	4, 5
Sphaerophorus globosus (Huds.) Vain.	ав	м	п	4—7, 9, 10а
**Staurothele hymenogonia* (Nyl.) Th. Fr.	мт	гол	к	
**Steinia geophana* (Nyl.) Stein	б	еаа	п	7
Stereocaulon alpinum Laurer	ав	м	п	1б
S. arcticum Lynge	ав	еаа	п	3
S. glareosum (Savicz) H. Magn.	ав	м	п	1б, 3, 11
Thamnolia vermicularis (Sw.) Schaer. var. *vermicularis*	ав	м	п	3—9, 10а
T. vermicularis var. *subuliformis* (Ehrh.) Schaer.			п	5, 8, 10а
**Thelenella sordidula* (Th. Fr.) H. Mayrhofer	а	еам	к	
**Thelidium incavatum* Mudd	мт	еам	к	
**T. minimum* (A. Massal.) Arnold	мт	еам	к	
**Thelopsis melathelia* Nyl.	ав	еаа	р	5, 10а и б
**Tremolecia atrata* (Ach.) Hertel	ав	м	к	
Tuckermanopsis chlorophylla (Willd.) Hale	б	м	д	
T. inermis (Nyl.) Kärnefelt	ав	еаа	д	5, 9, 11
Usnea lapponica Vain.	б	гол	д	
**Verrucaria acrotella* Ach.	мт	еаа	к	
**V. arctica* Lynge	а	еаа	к	
**V. foveolata* (Flörke) A. Massal.	мт	еаз	к	
**V. muralis* Ach.	м	м	к	
V. nigrescens Pers.	м	м	к	
Vulpicida pinastri (Scop.) J.-E. Mattsson et M. J. Lai	б	еаа	д	
V. tilesii (Ach.) J.-E. Mattsson et M. J. Lai	ав	еаа	п	
Xanthoria candelaria (L.) Th. Fr.	м	м	д	
**X. elegans* (Link) Th. Fr.	ав	м	к	
**X. sorediata* (Vain.) Poelt	ав	м	к	
**Xylographa opegraphella* Nyl. ex Rothr.	б	еаа	д	
**X. parallela* (Ach.: Fr.) Behlen et Desberger	б	м	д	

Примечание. * — виды, новые для Канино-Печорской подпровинции. Обозначения элементов и субстратов в тексте. Сообщества: 1 — приморские марши (а — среднего уровня, б — высокого уровня); 2 — песчанково (*Arenaria pseudofrigida*)-подорожниковая (*Plantago schrenkii*) группировка, испытывающая засоление в виде морских брызг и импульверизации; 3 — воронично (*Empetrum hermaphroditum*)-ивковая (*Salix nummularia*) группировка на песке; 4 — смолевково (*Silene acaulis*)-ивковые (*Salix arctica, S. reptans, S. nummularia, S. reticulata*) и смолевково-дриадовые (*Dryas octopetala*) тундры; 5 — осоково (*Carex rupestris* и *C. misandra*)-дриадовые и осоково-дриадово-кассиопеевые (*Cassiope tetragona*) тундры; 6 — дриадово-цетрариевые (*Flavocetraria nivalis*) тундры; 7 — ивково (*Salix arctica*)-моховые (*Tomentypnum nitens, Brachythecium turgidum*) тундры; 8 — ивово (*Salix myrsinites*)-моховые (*Hylocomium splendens, Tomentypnum nitens* и *Aulacomnium turgidum*) тундры; 9 — кустарничково (*Empetrum hermaphroditum, Vaccinium vitis-idaea*)-лишайниковые (кладониевые) тундры на буграх плоскобугристых комплексов и полигонах крупнополигональных тундр; 10 — бугристо-западинные комплексы (а — бугры с кустарничково-лишайниково-моховым покровом с обилием разнотравья, б — западины, покрытые мхами, корочками печеночников, водорослей и лишайников, часто с пятнами открытого суглинка и щебенки); 11 — осоково-моховые болота, хасыреи, трещины с моховым покровом и мочажины плоскобугристых болот с осоково-моховым покровом. Для видов, собранных вне геоботанических описаний, сообщества не указаны.

та и матовой поверхностью, не реагирует с едким калием KOH и гипохлоритом кальция $Ca(ClO)_2$).

К числу многовидовых отнесено 11 семейств, содержащих более 7 видов (при среднем 6.8). В 10 ведущих семействах (табл. 2) сосредоточено 187 видов или 74.2 % видового состава (примерно такая доля характерна для большинства достаточно хорошо изученных локальных или небольших региональных лихенофлор). 5 семейств содержат от 4 до 8 видов, 7 семейств — по 2—3 вида, 14 — по 1 виду. Наибольшим родовым разнообразием отличаются *Parmeliaceae* Zenker с 16 родами, а также *Bacidiaceae* W. R. Watson, *Physciaceae* Zahlbr. и *Verrucariaceae* Zenker (по 6 родов). Среди родов с максимальным числом видов заметно выделяется *Cladonia* Hill ex P. Browne с 34 видами (явление характерное для любой региональной арктической или бореальной лихенофлоры). Следующими по числу видов располагаются *Lecanora* Ach. (18 видов), *Peltigera* Willd. (12 видов), *Caloplaca* Th. Fr. (9 видов); по 7 видов в *Lecidea* Ach., *Lecidella* Körb. и *Rinodina* (Ach.) Gray; с 6 видами *Hypogymnia* (Nyl.) Nyl. и *Pertusaria* DC. 9 родов объединяют по 4—5 видов, 28 — по 2—3. Одновидовых — 41 род. Среднее число видов в роде — 2.9.

Спектр ведущих семейств лихенофлоры островов несколько отличается от такового Канино-Печорской подпровинции и всей Российской Арктики (табл. 2). В изученной нами лихенофлоре в числе ведущих находятся *Peltigeraceae*, *Pertusariaceae* и *Porpidiaceae*, отсутствующие среди 10 первых в лихенофлоре Российской Арктики, однако присутствующие в спектре ведущих Канино-Печорской подпровинции, но с несколько иным расположением. Отсутствие среди ведущих в лихенофлоре островов *Hymeneliaceae*, *Rhizocarpaceae* и *Lecideaceae* (лидирующих в арктических лихенофлорах) может быть связано с особенностями субстратного разнообразия в районе исследования. Большинство представителей *Hymeneliaceae*, *Rhizocarpaceae*, *Lecideaceae*, а также *Lecanoraceae* и *Verrucariaceae* в арктических тундрах поселяется преимущественно на каменистых субстратах, которые на островах представлены незначительно. Хотя мы не исключаем недостаточно полной выборки представителей названных семейств ввиду трудностей поиска и сбора

ТАБЛИЦА 2

Спектр ведущих семейств в лихенофлорах

Семейство	Число видов	Место в лихенофлоре		
		о-в Долгий и близлежащие острова	Канино-Печорская подпровинция	Российская Арктика
Parmeliaceae	35	1	2	2
Cladoniaceae	34	2	1	3
Lecanoraceae	30	3	3	1
Physciaceae	17	4	5	5
Verrucariaceae	15	5	7—8	4
Peltigeraceae	14	6	4	14
Teloschistaceae	13	7	6	7
Bacidiaceae	10	8—9	11	10
Pertusariaceae	10	8—9	7—8	11
Porpidiaceae	9	10	10	16
Lecideaceae	8	11	12	9
Hymeneliaceae	5	12—13	15—17	6
Rhizocarpaceae	5	12—13	13	8

эпилитных микролишайников. В то же время на позиции первых находятся те же 5 семейств, отличаясь лишь порядком расположения.

Отсутствие сопоставимых данных по лихенофлорам арктических островов не позволяет произвести сравнительную оценку богатства изученной лихенофлоры. Так, по опубликованным данным, для некрупных островов Шокальского и Белого в Карском море (значительно больших по площади в сравнении с исследованной нами группой островов) известно по 52 и 63 вида соответственно (Андреев и др., 1987, с учетом современной номенклатуры), для островов Колгуев и Вайгач (по площади в несколько раз превышающих о-в Долгий) — 76 и 71 вид соответственно (Магнуссон, 1927; Богдановская-Гиенэф, 1938; Смирнова, 1938; Савич, Еленкин, 1950; Журбенко, Вехов, 2001). Тем более, что установленное до настоящего времени видовое богатство этих островных флор является очень не полным и не отражает действительности. Относительно хорошо изученные лихенофлоры островов Новой Земли (более 500 видов — Andreev et al., 1996) или о-ва Врангеля (345 видов — Добрыш, 2000; Hertel, Andreev, 2003; Холод, Журбенко, 2005) также несопоставимы как по размерам территории (главным образом), так и по величине видового богатства (значительно богаче).

Одним из показателей полноты изученности лихенофлоры является доля микролишайников, выявление которых обычно вызывает большее затруднение в сравнении с макролишайниками. В изученной лихенофлоре число микролишайников преобладает над числом макролишайников в соотношении 144 : 108. Для сравнения — в лихенофлоре соседних территорий Полярного Урала (Andreev et al., 1996; Журбенко, 1999) отношение микро- и макролишайников составляет 146 : 204, т. е. число макролишайников почти в полтора раза превышает число микролишайников. Это позволяет допустить, что флора лишайников о-ва Долгий и сопутствующих малых островов выявлена достаточно хорошо.

В лихенофлоре изученной группы островов по характеру долготного распространения преобладают виды с циркумареалами — 234 вида или почти 93 % (табл. 3). Оставшиеся 17 видов (для одного вида рода *Lecidella* sp. широтно-долготные элементы не определены) имеют более узкое евроамериканское (8 видов) или евразиатское (6 видов) распространение; ареалы 3 видов не выходят за пределы Европы. Из последних трех *Lecanora perpruinosa* описан сравнительно недавно (Fröberg, 1989), поэтому мы полагаем, что в скором времени он будет обнаружен как в Азии, так и в Северной Америке, что является характерным для большинства

ТАБЛИЦА 3

Распределение видов по широтным и долготным элементам в лихенофлоре о-ва Долгий и близлежащих островов

Широтные	Долготные				Число видов
	циркум	евразиатский	евроамериканский	европейский	
Арктический	5	1	2	1	9
Арктовысокогорный	125	2	1	—	128
Бореальный	56	—	2	—	58
Монтанный	17	3	3		23
Мультизональный	31	—	—	1	32
Число видов	234	6	8	3*	250

Примечание. *Для европейского вида *Rinodina muscicola* широтный элемент не определен.

лишайников, не имеющих выраженной зональной приуроченности (мультизональные) и обитающих на карбонатных субстратах. Европейский вид *Rinodina muscicola*, впервые обнаруженный в России, ранее был известен только из locus classicus в Tavastia australis, Holola в Южной Финляндии (Mayrhofer, Moberg, 2002).

По соотношению широтных элементов доминируют арктические и арктовысокогорные виды — в сумме 136 видов или 54 %. Необходимо оговориться относительно 9 видов, отнесенных к арктическому элементу. Фактически данные виды нельзя назвать строго арктическими, кроме разве что *Parmelia skultii* и *Thelenella sordidula* (за пределами Арктики не встречающимися). Все остальные известны также в самых северных провинциях Скандинавии или Финляндии (Santesson et al., 2004). Для таких видов, как *Lecanora orae-frigidae* (скорее, субарктический) и *L. zosterae* (субарктовысокогорный?), более характерно субокеаническое циркумполярное распространение.

Велико участие в лихенофлоре островов бореальных видов (58 или 23 %), что объясняется, с одной стороны, сравнительно южным их расположением и спецификой субстрата. С другой стороны, для большого числа видов бореального элемента (прежде всего родов *Cladonia* и *Peltigera*) нет строгой приуроченности к бореальной зоне; они нередко встречаются в арктических и высокогорных тундрах, а также в лесных сообществах в лесостепной и степной зонах. У лишайников, так же как у сосудистых растений (Чернов, Матвеева, 2002), бореальные и мультизональные виды, заходящие в пределы тундровой зоны, обогащают лихенофлору Арктики, что вполне естественно в силу существующих явлений интразональности, экстразональности, адаптивной пластичности видов. Тем не менее массовое развитие с максимальным обилием и наивысшей встречаемостью у таких видов наблюдается все же в таежных и субтаежных ландшафтах (фактически экологический оптимум или «центр тяжести»), на основании чего мы считаем их бореальными.

Распределение лишайников по сообществам, проведенное для тех видов, которые встречены в пределах геоботанических описаний (табл. 1), дает представление об их распространении в пределах ландшафта и экологической амплитуде. Такие макролишайники, как *Cladonia acuminata, C. cariosa* и *Leptogium lichenoides*, встречены на островах только на приморских маршах. *Lichenomphalia hudsoniana, Cladonia trassii, C. decorticata* и некоторые другие распространены в пределах кустарничково-лишайниковых тундр. *Stereocaulon arcticum* обнаружен на песке в воронично-ивковой группировке. *Solorina saccata, Cladonia macrophyllodes,* а также *Micarea incrassata* и *Pertusaria octomela* обитают в дриадовых тундрах. *Cladonia subulata, C. uliginosa, Peltigera frippii, P. ponojensis* (и другие виды этого рода), *Protopannaria pezizoides* и *Steinia geophana* — в ивково- и ивово-моховых тундрах. Широко распространены в разных сообществах *Cladonia pocillum* и некоторые другие виды этого рода, а также *Cetrariella delisei, Flavocetraria nivalis, Lecanora epibryon, Ochrolechia androgyna*, *O. frigida* и *Thamnolia vermicularis.*

Анализ субстратных групп лишайников (рис. 2) показывает, что наибольшее число лишайников собрано на почве — 90 видов из 34 родов и 18 семейств. Почти 40 % из них представлены видами рода *Cladonia*, около 13 % — *Peltigera.* 21 род напочвенных лишайников (62 % родового спектра) содержит по 1 виду. Ведущими семействами в напочвенной фракции флоры являются *Cladoniaceae*, *Parmeliaceae* и *Peltigeraceae* . При этом на почве полностью отсутствуют представители одного из ведущих в лихенофлоре островов сем. *Lecanoraceae.*

Одной из особенностей группы напочвенных лишайников является то, что все они обладают циркумареалами (рис. 3), при этом 55.6 % представлены арктовысокогорным широтным элементом, около 37 % — бореальным (главным образом за

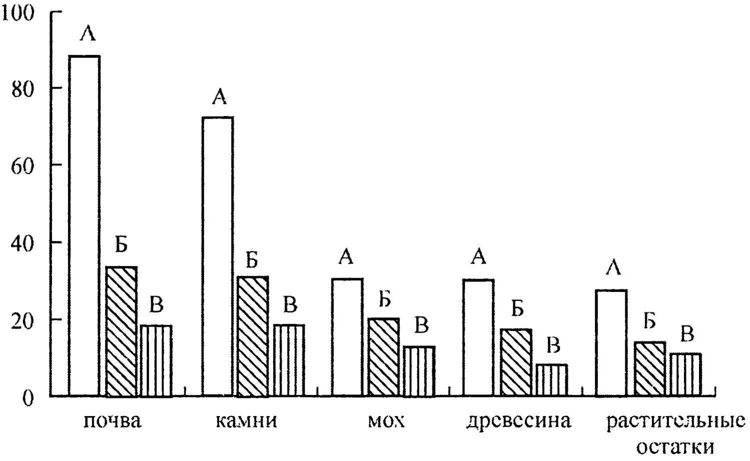


Рис. 2. Разнообразие лишайников основных субстратных групп в лихенофлоре о-ва Долгий и близлежащих островов.

По оси ординат — число: А — видов, Б — родов, В — семейств.

счет видов *Cladonia* и *Peltigera*). Большое число одновидовых родов в изученной лихенофлоре (при этом в Арктике представленные обычно не одним видом) может указывать на значительную роль миграционных процессов в становлении лихенофлоры этой сравнительно молодой арктической территории. Необходимо заметить, что среди напочвенных лишайников отсутствуют весьма обычные для тундр виды, например *Nephroma arcticum* (L.) Torss. и виды рода *Baeomyces* Pers.: Fr.

Лишайников, обитающих на камнях, обнаружено 73 вида, относящихся к 31 роду и 18 семействам. Среди эпилитов нет такой ярко выраженной систематической специфики, как у напочвенных лишайников, но в отличие от них преобладают представители семейств *Lecanoraceae* и *Verrucariaceae* Zenker и отсутствуют *Cladoniaceae*. Наиболее крупные рода эпилитных лишайников насчитывают: *Lecanora* Ach. — 9 видов, *Lecidella* Körb., *Rhizocarpon* Ramond ex DC. и *Verrucaria* Schrad. — по 5. При этом 13 из 31 эпилитного рода (42 %) одновидовые.

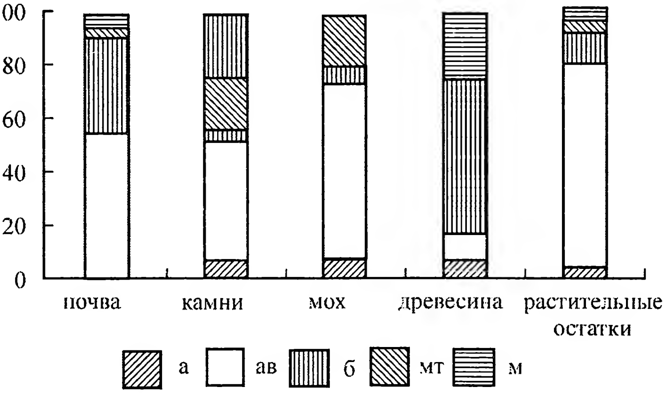


Рис. 3. Широтная характеристика субстратных групп лишайников в лихенофлоре о-ва Долгий и близлежащих островов.

По оси ординат — доля, %. Элемент: а — арктический, ав — арктовысокогорный, б — бореальный, мт — монтанный, м — мультизональный.

В сравнении с другими субстратными группами среди эпилитных лишайников доля видов, характерных для Арктики, одна из наименьших (меньше только среди видов, обитающих на древесине) — около 51 % (4 вида арктические и 33 — арктовысокогорные). В то же время среди эпилитов больше всего видов, отнесенных к монтанному элементу: 15 из 23 видов (или 65 %). Эпилитные монтанные виды достаточно редки в арктических широтах, и почти половина из них (7 видов) обнаружены в Арктике впервые. Циркумареалами обладают 85 % эпилитов.

Значительно меньшим разнообразием в лихенофлоре островов представлены лишайники, обитающие на мхах, древесине и растительных остатках. Эпибриофитов выявлено 31 вид из 20 родов и 13 семейств. В систематическом отношении они достаточно разнородны — здесь нет ни одной более или менее ярко выраженной систематической группы: максимум по 3 вида насчитывают роды *Hypogymnia* (Nyl.) Nyl., *Lecidea* Ach., *Mycobilimbia* Rehm. Почти 60 % родов лишайников, обитающих на мхах, — одновидовые. Но в данной группе значительно большая доля видов (в сравнении с напочвенными и эпилитными) представлена характерными для Арктики арктическим и арктовысокогорным элементами — 71 %. Циркумареалами обладают 81 % видов эпибриофитов.

Среди лишайников, обитающих на древесине, отмечена наименьшая доля видов, характерных для Арктики (около 16 %). Здесь преобладают бореальные виды — 58 %, в целом достаточно широко распространенные — почти все (30 из 31) — обладают циркумареалами. В систематическом отношении (по числу семейств) группа достаточно однородна — всего 7 семейств и 18 родов, но одновременно здесь наблюдается большая доля (61 %) одновидовых родов. На островах бореальные виды, обитающие на древесине, в характерных для себя условиях лесов являются преимущественно эпифитами, но нередко произрастают и на других доступных субстратах (проявляя эвритопные черты). Появление таких видов в арктических широтах, где они заселяют наиболее свойственный им субстрат, показывает, что климатические факторы в меньшей степени (в сравнении с высшими сосудистыми растениями) обусловливают и/или ограничивают пределы распространения лишайников, нежели фактор субстратный. С другой стороны, здесь проявляется большая адаптивная пластичность лишайников, которая фактически и обусловливает большую способность расселения в интра- и экстразональных условиях.

Виды, поселяющиеся на растительных остатках, несмотря на незначительное разнообразие в целом (всего 27 видов из 14 родов и 11 семейств), наиболее характерны для Арктики — свыше 80 % видового состава эпифитореликвитов. К особенностям можно отнести также то, что 100 % видов обладают циркумареалами (как и напочвенные лишайники).

Проанализировав лихенофлору островов по субстратным группам и характеру распределения видов по широтным элементам, мы обратили внимание, что доля характерных для Арктики арктических и арктовысокогорных видов в субстратной группе уменьшается в ряду: растительные остатки (81.5 %)—мхи (71 %)—почва (55.6 %)—каменистый субстрат (51 %)—древесина (16.1 %).

Считаем важным отметить особо интересные фитогеографические находки в лихенофлоре о-ва Долгий и близлежащих малых островов.

Из 252 видов (87 родов и 37 семейств) новыми для лихенофлоры Канино-Печорской подпровинции Арктической флористической области являются 138 видов (отмечены звездочкой в табл. 1), 39 родов, 12 семейств. Впервые для лихенофлоры этой территории приведены представители семейств *Acarosporaceae*, *Arctomiaceae*, *Arthoniaceae, Gomphillaceae, Gyalectaceae, Placynthiaceae, Protothelenellaceae, Psoraceae, Stictidaceae, Thelenellaceae, Verrucariaceae* и *Xanthopyreniaceae.*

Впервые для лихенофлоры России обнаружено 3 вида: *Frigidopyrenia bryospila, Rinodina muscicola* и *Thelenella sordidula.*

Frigidopyrenia bryospila (Nyl.) Grube (=*Collemopsidium bryospilum* (Nyl.) Coppins, *Pseudosagedia bryospila* (Nyl.) Makar., *Pyrenocollema bryospilum* (Nyl.) Coppins ex Fox) — озеро в центральной части о-ва Долгий, на берегу которого обозначено «бани»; N 69°13′, E 59°13′; дриадовая тундра с пятнами суглинисто-щебнистого грунта, примыкающая к берегу озера; на мхах, 09 VII 2004. Описание вида дано в «Определителе...» (Макаревич, 1977).

Ранее в Арктике *Frigidopyrenia bryospila* отмечался только с Аляски (Fryday, 2004); наша находка является первой в евразиатском секторе. В настоящее время приводится также для Шотландии (Coppins, 1992), Скандинавии (Santesson et al., 2004), Словакии (Grube, 2005) и Испании (Llimona, Hladun, 2001). В сообществе с *Frigidopyrenia bryospila* произрастали исключительно арктовысокогорные виды: на мхах — *Lecanora epibryon, Lecidea ramulosa, Polyblastia bryophila*, на растительных остатках — *Pertusaria glomerata, P. panyrga, Rinodina mniaraea* var. *mniaraeiza*, на почве — *Bilimbia lobulata, Gyalecta foveolaris.* На камнях был собран новый для Арктики вид *Thelidium incavatum*, ближайшие местонахождения которого известны из Северной Скандинавии (Santesson et al., 2004).

Rinodina muscicola H. Magn. — система приморских маршей на западном побережье о-ва Долгий южнее обозначенной на картах «бани»; N 69°8′27.2″, E 59°14′39.6″; высокий марш с *Salix reptans*; на мхах, 13 VII 2004. Приводим описание вида согласно изученному образцу и литературным данным (Mayrhofer, Moberg, 2002).

Таллом накипной, тонкий, пленчатый или из мелких гранул, обрастает отмирающие мхи, светло-коричневый. Сердцевина желтовато-коричневая. Апотеции обычны, 0.3—0.5 мм в диам., лецидеиновые, сидячие, часто сливаются по несколько. Диск плоский или немного выпуклый, черный, с тонким, постоянным черным краем. Эксципул оливково-коричневый снаружи, светлый внутри; гимений 80—90 мкм выс.; эпигимений коричневый; гипотеций до 50 мкм выс., бесцветный или желтоватый. Споры по 8 в сумке, *Physcia*-типа, 17—21 × 9—11 мкм, эллипсоидные, коричневые. Сердцевина и нижняя часть апотеция при действии K становятся винно-красными.

В одной моховой куртинке с *Rinodina muscicola* произрастали *Caloplaca cerina* var. *chloroleuca, Lecanora epibryon, Mycobilimbia carneoalbida, Ochrolechia androgyna, Psoroma hypnorum, Rinodina mniaraea* var. *mniaraeiza*, т. е. виды в основном арктовысокогорные. Наша находка — первая в Арктике и, несмотря на то что нет данных, в каких условиях и в сообществе каких видов была обнаружена *Rinodina muscicola* в locus classicus в Южной Финляндии (Mayrhofer, Moberg, 2002), мы полагаем о ее принадлежности к арктическому (в широком смысле) широтному элементу.

Thelenella sordidula (Th. Fr.) H. Mayrhofer — северо-восточное побережье о-ва Долгий; N 69°20′08.0″, E 58°50′37.5″; обширный галечный пляж (старые береговые валы); на известняковой гальке, 31 VII 2005. Приводим краткое описание вида согласно изученному образцу.

Таллом накипной, тонкий, трещинноватый или трещиновато-ареолированный, матовый или слегка блестящий, светлый, беловато- или желтовато-коричневатый. Перитеции погружены в бородавочки, без покрывальца, бежевые или светло-коричневатые. Эксципул светлый, в верхней части чуть коричневатый; парафизы тонкие, разветвленные и анастомозирующие. Сумки цилиндрические, не амилоидные, с 8 спорами. Споры бесцветные, муральные, вытянуто-эллипсоидные, со слегка заостренным кончиком, 24—30 × 9—13 мкм, с 5—7 поперечными и 2—3 продольными перегородками.

Это местонахождение *Thelenella sordidula* является вторым в европейском секторе Арктики; лишь недавно вид обнаружен на архипелаге Шпицберген (Fryday, Coppins, 2004). Редкий евроамериканский и, вероятно, арктический лишайник, произрастал на одном камне с *Protoblastenia incrustans* и *Rinodina immersa*. Первый вид крайне редкий в Арктике — в российском секторе встречен на Новой Земле (Andreev et al., 1996). Второй вид обнаружен в Арктике впервые, а его ближайшие местонахождения — Средняя Швеция (Mayrhofer, Moberg, 2002). В данном месте также собраны *Arthonia lapidicola*, *Lecidella stigmatea*, *Polyblastia cupularis*, *Thelidium minimum* (впервые обнаружен в Арктике), *Verrucaria muralis*. Из них к собственно арктическим (арктовысокогорным) можно отнести лишь *Polyblastia cupularis*, тогда как остальные либо редки в Арктике, либо являются мультизональными.

Кроме вышеназванных *Rinodina immersa*, *R. muscicola*, *Thelidium incavatum* и *T. minimum* впервые для Арктической флористической области приводятся еще 8 видов.

Bacidina egenula (Nyl.) Vězda — западное побережье о-ва Долгий на юг от обозначенной на картах «бани»; N 69°11′9.8″, E 59°13′36.4″; край морской террасы, бугорковая ивково-осоково-моховая тундра; на камне, 07 VII 2004. Ближайшее местонахождение — в Онежской Карелии (Фадеева и др., 2007).

Bilimbia accedens Arnold — о-в Долгий, район «бани», скалистые останцы (ненецкие святилища); N 69°11′40.3″, E 59°13′23.4″; на мхах, 26 VII 2005. Ближайшее местонахождение известно примерно с той же широты на Кольском п-ове. Вместе с *Bilimbia accedens* на камнях собраны новые для Арктики *Caloplaca* cf. *chrysodeta* (ближайшее местонахождение известно также с Кольского п-ова) и *Lecanora perpruinosa* (малоизвестный в России вид, описанный недавно из южной части Швеции (Fröberg, 1989)); среди дернинок мхов найден достаточно редкий вид *Phaeophyscia kairamoi* (впервые найден в Европейско-Западносибирской провинции, ранее известен в Арктике с Таймыра).

Caloplaca alociza (A. Massal.) Mig. — юго-западная часть о-ва Долгий; N 69°06′38.5″, E 59°19′29.9″; склон приморской террасы, дриадовая тундра со щебнисто-суглинистыми пятнами; на камне, 26 VII 2005. Одна из самых необычных находок, поскольку вид предпочитает освещенные солнцем сухие местообитания (Кондратюк и др., 2004) и имеет распространение в основном в горных районах Центральной и Южной Европы, в России известен с Галичьей горы (Липецкая обл.); редок в Великобритании и Скандинавии (ближайшее местонахождение в горах Северной Швеции). Совместно с *Caloplaca alociza* произрастали кальцефилы различной зональной приуроченности — горный вид *Arthonia lapidicola*, арктовысокогорный *Farnoldia micropsis*, мультизональный *Lecanora dispersa*. Необходимо отметить, что каменистые субстраты (в частности, известняки) на освещенных солнцем открытых пространствах, обдуваемые ветрами, являются достаточно засушливыми местообитаниями для накипных лишайников.

Lecidella scabra (Taylor) Hertel et Leuckert — западное побережье о-ва Долгий, район старого баркаса; N 69°16′22.5″, E 59°01′46.1″; скалистые останцы на приморской террасе; на камнях, 27 VII 2005. Вместе с *Lecidella scabra* собран малоизвестный вид *Caloplaca lithophila* H. Magn. — новый для Европейско-Западносибирской провинции, ранее известный в Арктике с Новосибирских островов.

Miriquidica instrata (Nyl.) Hertel et Rambold — северо-восточное побережье о-ва Долгий; N 69°20′08.0″, E 58°50′37.5″; обширный галечный пляж (старые береговые валы); на камне, 31 VII 2005. Достаточно редкий горный вид, до нашей находки был известен в России только с плато Путорана (Zhurbenko, 1996). Ближайшее местонахождение находится в Северной Норвегии (Santesson et al., 2004). Вместе с *Miriquidica instrata* собран еще один редкий вид *Lecidea syncarpa* — новый для Российской Арктики, ранее известный в России с Алтая (Давыдов, 2001); в Арктике отмечен на Шпицбергене (Elvebakk, Hertel, 1996).

Xylographa opegraphella Nyl. ex Rothr. — о-в Долгий, тригопункт «Коса» на севере; N 69°22′57″, E 58°39′57.6″; на бревнах, 19 VII 2004. Малоизвестный вид, специфичный для старой обветренной древесины в приморских местообитаниях, ранее в России был известен из Мурманской обл. и Карелии (Урбанавичюс, 2003). Произрастает вместе с другими бореальными видами, многие из которых редки в арктических широтах: *Bryoria simplicior*, *Cetraria sepincola*, *Hypogymnia bitteri*, *H. physodes*, *H. tubulosa*, *Lecanora boligera*, *Melanelia olivacea*, *Parmeliopsis hyperopta*, *Ramalina dilacerata*, *R. roesleri*, *Tuckermanopsis chlorophylla* и др. От широко распространенного близкого вида *Xylographa parallela* отличается более или менее округлыми (а не лиреллевидными) апотециями и светлым эксципулом.

Помимо указанных выше видов на о-ве Долгий обнаружены также новые для Российской Арктики *Biatora pallens* (= *Cliostomum pallens* (Kullh.) S. Ekman), *Lecanora* cf. *helicopis*, *Lecanora xylophila*, *Micarea ternaria*.

Впервые для Европейско-Западносибирской провинции Арктической флористической области (кроме указанных выше *Caloplaca lithophila* и *Phaeophyscia kairamoi*) приводятся следующие виды: *Cladonia merochlorophaea, Lecanora leptacinella, L. zosterae, Lecidea septentrionalis, Parmelia skultii, Peltigera frippii, P. hymenina, Protothelenella sphinctrinoides, Ramalina pollinaria, Rinodina olivaceobrunnea, Sagiolechia protuberans, Steinia geophana, Thelopsis melathelia, Verrucaria foveolata.*

Заключение

Полученные данные свидетельствуют о достаточно высоком видовом богатстве и значительном систематическом разнообразии лихенофлоры о-ва Долгий и близлежащих малых островов, что обусловлено спецификой их природных условий (в сравнении с равнинными материковыми тундрами) — на малой площади сосредоточено довольно большое разнообразие форм рельефа, типов почв и растительных сообществ. В настоящее время лихенофлора о-ва Долгий является наиболее полно изученной и ее можно рассматривать в качестве примера (модели) локальной лихенофлоры типичных тундр Канино-Печорской подпровинции Европейско-Западносибирской провинции Арктической флористической области. По-видимому, видовое богатство локальных лихенофлор тундровых территорий в данном секторе Арктики может достигать максимума и составлять порядка 270—300 видов.

Спектр ведущих семейств лихенофлоры островов несколько отличается от такового Канино-Печорской подпровинции и всей Российской Арктики. Отсутствие среди ведущих в лихенофлоре островов семейств *Hymeneliaceae*, *Rhizocarpaceae* и *Lecideaceae* (лидирующих в арктических лихенофлорах) может быть связано с особенностями субстратного разнообразия в районе исследования. Большинство представителей *Hymeneliaceae*, *Rhizocarpaceae*, *Lecideaceae*, а также *Lecanoraceae* и *Verrucariaceae* в арктических тундрах поселяются преимущественно на каменистых субстратах, которые на островах представлены незначительно. В этом случае можно говорить о специфических закономерностях формирования состава лихенофлоры в данном секторе Арктики.

Новыми для Российской Арктики являются 19 видов: *Bacidina egenula**, *Biatora pallens*, *Bilimbia accedens**, *Caloplaca alociza**, *C.* cf. *chrysodeta**, *Frigidopyrenia bryospila***, *Lecanora* cf. *helicopis*, *L. perpruinosa**, *L. xylophila*, *Lecidea syncarpa*, *Lecidella scabra**, *Micarea ternaria*, *Miriquidica instrata**, *Rinodina immersa**, *R. muscicola*,***, *Thelenella sordidula***, *Thelidium incavatum**, *T. minimum**, *Xylographa opegraphella**. Из них новыми для Арктической флористической области являются 12 видов (отмечены одной звездочкой); новыми для России — 3 вида (отмечены двумя звездочками).

С учетом наших исследований в последние годы на территории Ненецкого автономного округа (включая неопубликованные данные по лихенофлоре о-ва Колгуев) разнообразие лихенофлоры Канино-Печорской подпровинции Европейско-Западносибирской провинции Арктической флористической области составляет 403 вида, 119 родов и 50 семейств.

Полученные по островам данные позволили увеличить ранее известный список лишайников Государственного природного заповедника «Ненецкий» (Лавриненко, 2001б; Урбанавичюс, Урбанавичене, 2004) со 162 до 298 видов. В итоге в настоящее время почти 74 % видового состава лихенофлоры находится под охраной на территории заповедника.

Благодарности

Авторы глубоко признательны А. С. Глотову и И. А. Лавриненко (Государственный природный заповедник «Ненецкий») за помощь в проведении работ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агроклиматические условия выпаса оленей на севере Коми АССР и в Ненецком автономном округе Архангельской области. Сыктывкар, 1986. 283 с.

Андреев М. П., Добрыш А. А., Ребристая О. В. Лишайники островов Белого и Шокальского (Карское море) // Новости систематики низших растений. Л., 1987. Т. 24. С. 126—131.

Андреев М. П., Котлов Ю. В., Макарова И. И. Биологическое разнообразие лишайников Русской Арктики (таксономический состав и предварительный анализ) // Новости систематики низших растений. СПб., 1996. Т. 31. С. 82—94.

Атлас Архангельской области. М., 1976. С. 23—27.

Богдановская-Гиенэф И. Д. Природные условия и оленьи пастбища о-ва Колгуева // Тр. Ин-та полярного земледелия. Сер. Оленеводство. Л., 1938. Вып. 2. С. 7—162.

Давыдов Е. А. Аннотированный список лишайников западной части Алтая (Россия) // Новости систематики низших растений. СПб., 2001. Т. 35. С. 140—161.

Добрыш А. А. Лишайники // Мохообразные и лишайники заповедника «Остров Врангеля». Флора и фауна заповедников. Вып. 88. М., 2000. С. 47—67.

Журбенко М. П. Лишайники Полярного Урала в долине р. Собь // Новости систематики низших растений. СПб., 1999. Т. 33. С. 120—130.

Журбенко М. П., Вехов Н. В. Лишайники на обнаженной древесине построек архипелага Новая Земля и острова Вайгач // Новости систематики низших растений. СПб., 2001. Т. 34. С. 126—134.

Кондратюк С. Я., Ходосовцев А. Е., Окснер А. Н. Род *Caloplaca* Th. Fr. // Определитель лишайников России. Вып. 9. СПб., 2004. С. 38—235.

Лавриненко О. В. Биоразнообразие лишайников на крайнем северо-востоке Малоземельской тундры // Новости систематики низших растений. СПб., 2001а. Т. 34. С. 144—154.

Лавриненко О. В. Лихенологические исследования на охраняемых природных территориях Ненецкого автономного округа // Ботанические исследования на охраняемых природных территориях Европейского северо-востока. Тр. Коми НЦ УрО РАН. № 165. Сыктывкар, 2001б. С. 73—89.

Лавриненко О. В., Лавриненко И. А. Островные ельники восточно-европейских тундр // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 8. С. 59—77.

Лавриненко О. В., Лавриненко И. А., Пыстина Т. Н. Лишайники (*Lichenes*) Канино-Печорской подпровинции Арктической флористической области // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 5. С. 12—28.

Магнуссон А. Г. Новые лишайники севера СССР // Изв. Главн. Ботан. сада СССР. Л., 1927. Т. 26. Вып. 4. С. 359—370.

Макаревич М. Ф. Род *Pseudosagedia* (Müll. Arg.) Oxner // Определитель лишайников СССР. Л., 1977. С. 160—165.

Окснер А. Н. Определитель лишайников СССР. Морфология, систематика и географическое распространение. Л., 1974. 281 с.

Савич В. П., Еленкин А. А. Введение к флоре лишайников азиатской части СССР // Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. Сер. II. Вып. 6. М.; Л., 1950. С. 181—343.

Смирнова З. Н. Растительные ассоциации о-ва Колгуева // Бот. журн. 1938. Т. 23. № 5—6. С. 413—462.

Урбанавичюс Г. П. Дополнения к лихенофлоре Мурманской области // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 4. С. 143—144.

Урбанавичюс Г. П., Урбанавичене И. Н. Лишайники // Современное состояние биологического разнообразия на заповедных территориях России. Вып. 3. Лишайники и мохообразные. М., 2004. С. 5—235.

Фадеева М. А., Голубкова Н. С., Витикайнен О., Ахти Т. Конспект лишайников и лихенофильных грибов Республики Карелия. Петрозаводск, 2007. 194 с.

Холод С. С., Журбенко М. П. Лишайники острова Врангеля: активность и экотопическое распределение видов // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 9. С. 1329—1367.

Чернов Ю. И., Матвеева Н. В. Ландшафтно-зональное распределение видов арктической биоты // Усп. современной биологии. 2002. Т. 122. № 1. С. 26—45.

Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 9—104.

Andreev M., Kotlov Yu., Makarova I. Checklist of Lichens and Lichenicolous fungi of the Russian Arctic // The Bryologist. 1996. Vol. 99. N 2. P. 137—169.

Coppins B. J. Pyrenocollema Reinke / O. W. Purvis et al. (eds). The Lichen Flora of Great Britain and Ireland. London, 1992. P. 515—518.

Elvebakk A., Hertel H. Part 6. Lichens / A. Elvebakk, P. Prestrud (eds). A catalogue of Svalbard plants, fungi, algae and cyanobacteria. Norsk Polarinstitutt Skrifter. Oslo, 1996. N 198. P. 271—359.

Fröberg L. The Calcicolous Lichens on the Great Alvar of Öland, Sweden. Lund, 1989. 109 p.

Fryday A. M. A new species of *Fuscopannaria* with a green photobiont, and other taxonomic innovations and new records of lichenized-fungi from Alaska // The Bryologist. 2004. Vol. 107. N 2. P. 173—179.

Fryday A. M., Coppins B. J. A reassessment of the genera *Chromatochlamys* and *Thelenella*, and a new species of *Strigula* from British Isles // The Lichenologist. 2004. Vol. 36. N 2. P. 89—95.

Grube M. Frigidopyrenia — a new genus for a particular subarctic lichen, with notes on similar taxa // Phyton (Austria). 2005. Vol. 45. N 2. P. 305—318.

Hertel H., Andreev M. P. On some saxicolous lecideoid lichens of the Beringian Region and adjacent areas of eastern Siberia and the Russian Far East // The Bryologist. 2003. Vol. 106. N 4. P. 539—551.

Kirk P. M., Ansell A. E. Authors of fungal names. Plymounth, 1992. 95 p.

Kirk P. M. et al. (eds). Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi. CABI Publishing. Wallingford, 2001. 655 p.

Llimona X., Hladun N. L. Checklist of the lichens and lichenicolous fungi of the Iberian Peninsula and Balearic Islands // Bocconea. 2001. Vol. 14. P. 1—581.

Mayrhofer H., Moberg R. Rinodina // Nordic Lichen Flora. 2002. Vol. 2. P. 41—69.

Printzen C., Otte V. Biatora longispora, new to Europe, and a revised key to European and Macaronesian *Biatora* species // Graphis Scripta. 2005. Vol. 17. N 2. P. 56—61.

Santesson R., Moberg R., Nordin A. et al. Lichen-forming and lichenicolous fungi of Fennoscandia. Uppsala, 2004. 359 p.

Veldkamp J. F. Bilimbia (*Lichens*) resurrected // Lichenologist. 2004. Vol. 36. N 3—4. P. 191—195.

Zhurbenko M. P. Lichens and lichenicolous fungi of the northern Krasnoyarsk Territory, Central Siberia // Mycotaxon. 1996. Vol. 58. P. 185—232.

SUMMARY

252 lichen species are reported from Dolgiy Island and adjacent small islands in southeastern part of the Barens Sea (Nenets Autonomous Area, Nenetskiy Nature Reserve, Kanin-Pechora area of the West Eurasian sector of the Russian Arctic). Wide-ranging circumpolar (93 %) and arctic-alpine (50.4 %) species dominate in the lichen flora; its arctic element being insignificantly represented (3.6 %). Twelve species *Bacidina egenula*, *Bilimbia accedens*, *Caloplaca aloсiza*, *Caloplaca* cf. *chrysodeta*, *Lecanora perpruinosa*, *Lecidella scabra*, *Miriquidica instrata*, *Rinodina immersa*, *R. muscicola*, *Thelidium incavatum*, *T. minimum*, and *Xylographa opegraphella* are new to the Arctic. *Frigidopyrenia bryospila*, *Rinodina muscicola*, *Thelenella sordidula* are reported as new to Russia. 138 species, 39 genera and 12 families are new to the lichen flora of the Kanin-Pechora area of the West Eurasian sector of the Russian Arctic.

УДК 582.475.2 : 581.522.4 : 574.2.23

Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 5

© **А. Н. Давыдычев, А. Ю. Кулагин**

ОСОБЕННОСТИ ПРЕДГЕНЕРАТИВНОГО ЭТАПА ОНТОГЕНЕЗА *ABIES SIBIRICA* (PINACEAE) В ПОДЗОНЕ ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ

A. N. DAVIDYCHEV, A. Yu. KULAGIN. PECULIARITIES OF THE ONTOGENY PREGENERATIVE STAGE OF *ABIES SIBIRICA* (*PINACEAE*) IN THE BROAD-LEAVED-CONIFER FORESTS SUBZONE

Институт биологии Уфимского научного центра РАН
450054 Уфа, пр. Октября, 69
факс (3472) 35-53-62
E-mail: smu@anrb.ru, shur25@yandex.ru

Поступила 23.06.2008
Окончательный вариант получен 13.08.2008

Выявлены особенности предгенеративного этапа онтогенеза *Abies sibirica* Ledeb. в подзоне хвойно-широколиственных лесов с учетом точного календарного возраста растений. Установлены значительные различия (в 2—6 раз) в линейных размерах растений одного возраста. Отмечается различная продолжительность отдельных периодов и нахождение растений одного возраста в различных онтогенетических состояниях. В предгенеративном этапе онтогенеза пихты наблюдаются два пути развития, в зависимости от условий среды. В оптимальных условиях наблюдается быстрый рост и сжатые сроки прохождения отдельных периодов онтогенеза, с максимально возможным накоплением биомассы, тогда как в экстремальных — медленный рост и задержка индивидуального развития с формированием ксилоризома.

Ключевые слова: *Abies sibirica*, онтогенез, хвойно-широколиственные леса.

Abies sibirica Ledeb. наряду с *Picea abies* L. и *Picea obovata* Ledeb. является основным лесообразующим видом темнохвойных лесов таежной зоны и зоны смешанных лесов. Онтогенез темнохвойных видов охарактеризован достаточно подробно (Серебряков, 1961; Нухимовская, 1971; Белостоков, 1981; Махатков, 1991; Романовский, 2001). В предгенеративном этапе онтогенеза темнохвойных видов-лесообразователей исследователи выделяют ряд периодов: предювенильный (всход, проросток), ювенильный, имматурный и виргинильный (Махатков, 1991; Романовский, 2001; Николаева, 2002). Предювенильный период онтогенеза темнохвойных видов характеризуется наличием первичных листьев (семядолей), первичным корнем, зачаточным стеблем гипокотилем и первой верхушечной почкой, которые являются органами, образовавшимися за счет веществ материнского организма и семени. Для древесных растений в предювенильном периоде характерен постепенный переход от гетеротрофного питания к автотрофному (Кирсанов, 1982). Ювенильное состояние начинается с роста главного побега (стволика) и появления на нем ювенильной хвои (Николаева, 2002). Ювенильное растение характеризуется ростом только верхушечной почки, наличием семядолей и теневой хвои, формированием главного побега (стволика) и ветвлением главного корня (Махатков, 1991; Романовский, 2001; Николаева, 2002). Переход в следующее, имматурное состояние, связан с потерей семядолей, началом ветвления главной оси и образованием первого бокового побега (Махатков, 1991; Мартьянов, 1996; Романовский, 2001) или началом регулярного образования бокового побега (Николаева, 2002). Отдельные исследователи вообще не выделяют ювенильный период в онтогенезе темнохвойных видов (Кожевникова, 1982). Имматурное растение характеризуется постепенным увеличением порядка ветвления и формированием широко-конической (иногда зонтиковидной) кроны вследствие одинакового прироста главной оси и боковых ветвей (или прирост главной оси меньше прироста боковых). Переход в виргинильное состояние связан с усилением интенсивности роста главной оси и как следствие — формированием узкоконической кроны, а также с появлением первого межмутовочного побега (Нухимовская, 1971; Махатков, 1991; Романовский, 2001).

Анализ приведенных работ показал, что при изучении онтогенеза (особенно предгенеративного этапа) исследователи используют стандартные методики определения возраста древесных растений (Корчагин, 1960). Однако, как показывают исследования, использование стандартных методов определения возраста у предгенеративных растений (подроста) темнохвойных видов приводит к значительным ошибкам (Придня, 1967; Бойченко, 1969; Давыдычев, Кулагин, 2004; Parent et al., 2000). Возраст надземной части, традиционно определяемый либо подсчетом мутовок или следов от почечных чешуй на стволике, либо годичных колец на поперечном срезе на уровне почвы, как правило, меньше календарного (полного) возраста растений. Эта разница увеличивается с возрастом и достигает 10 и более лет у растений, календарный (полный) возраст которых составляет 20 лет и старше.

Цель работы — охарактеризовать особенности предгенеративного этапа онтогенеза пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в подзоне хвойно-широколиственных лесов с учетом точного календарного возраста растений.

Материал и методика

Исследования проводились в условиях Предуралья (район хвойно-широколиственных лесов Уфимского плато) и Южного Урала (район темнохвойно-широколиственных лесов западного макросклона). Хвойно-широколиственные леса Уфимского плато, в пределах водоохранно-защитной полосы Павловского водохранилища (р. Уфа), специфичны по составу: на небольшой площади выделено 14 типов лесорастительных условий (ЛРУ), различающихся по степени проявления влияния ведущих факторов среды (Кулагин, 1978; Мартьянов и др., 2002). Следует отметить наличие на территории, занимаемой водоохранно-защитными лесами Павловского водохранилища, уникального для Предуралья явления — многолетней почвенной мерзлоты на крутых склонах южной и северной экспозиций (Кулагин, 1976). Темнохвойно-широколиственные леса западного макросклона Южного Урала в эколого-лесоводственном плане изучены фрагментарно (Горичев и др., 2006; Давыдычев и др., 2006). Здесь проходит южная граница географического ареала пихты (Попов, 1974).

Отбор и обработка образцов для изучения предгенеративного этапа онтогенеза пихты проводились в наиболее распространенных, контрастных типах ЛРУ с учетом точного календарного возраста растений. Точный календарный возраст предгенеративных растений пихты определялся подсчетом количества сердцевинных узлов на тангентальном разрезе погребенной и надземной частях стволика, формирующихся начиная с местоположения гипокотиля, ежегодно на границах годичных приростов. Данный метод определения возраста у предгенеративных растений темнохвойных древесных растений является наиболее точным из всех существующих (Придня, 1967; Бойченко, 1969; Parent et al., 2000). Объем выборки составил: 338 ювенильных, 390 имматурных, 183 виргинильных растения. Каждое растение характеризовалось по следующим признакам: высота надземной части, длина стволика с учетом погребенной части, протяженность кроны (общая и живой части), порядок ветвления побеговой системы (первым порядком ветвления считался ствол), максимальная продолжительность жизни хвои по главной оси и боковому побегу, диаметр стволика у поверхности земли, календарный возраст растения и возраст надземной части. Кроме этого измерялись высоты образования бокового или межмутовочного побегов и определялся возраст их образования. Объединение массового материала, собранного в различные годы в контрастных типах ЛРУ, позволило установить общие особенности предгенеративного этапа онтогенеза пихты вне зависимости от погодных условий отдельных лет и типа ЛРУ.

Результаты и обсуждение

Поскольку формирование надземной части растений пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в предгенеративном этапе онтогенеза изучено достаточно подробно (Нухимовская, 1971; Махатков, 1991), в данной работе не приводятся описания некоторых периодов с детальной характеристикой их морфологических параметров. Отдельные морфологические параметры предгенеративных растений пихты в подзоне хвойно-широколиственных лесов, сгруппированные по онтогенетическим состояниям и возрастным группам, приведены в табл. 1. Основное внимание направлено на изучение *особенностей* предгенеративного этапа онтогенеза пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) с учетом календарного (точного) возраста, определенного на анатомических срезах.

Одной из особенностей предгенеративного этапа онтогенеза пихты в подзоне хвойно-широколиственных лесов является значительная неоднородность растений в возрастном ряду по темпам и характеру роста. Растения пихты одного возраста значительно (в 2—6 раз) различаются линейными размерами (табл. 1). Установлено, что растения пихты одного возраста не только значительно различаются линейными размерами, но даже могут находиться в различных онтогенетических состояниях. Зафиксированы ювенильные, имматурные и виргинильные растения пихты в возрасте 18 лет (табл. 1).

Второй особенностью предгенеративного этапа онтогенеза пихты является растянутость отдельных периодов. Растения пихты, находящиеся в наилучших условиях подпологовой среды (около 10 %), формируют боковой побег в возрасте 3—4 года и переходят в следующий, имматурный, период онтогенеза. Большинство растений пихты находятся в ювенильном состоянии до 5—10 лет (рис. 1, *а*). В то же время в условиях подпологовой среды близких к сублетальным, наблюдаются отдельные ювенильные растения в возрасте 20 и более лет. Максимальный возраст нахождения в ювенильном периоде, зафиксированный в подзоне хвойно-широко-

ТАБЛИЦА 1

Характеристика морфологических параметров прегенеративных растений (*Abies sibirica*) в различных возрастных группах в подзоне хвойно-широколиственных лесов

Параметры	Возрастные группы, лет					
	2—5		6—10		11—15	
	j	*im*	*j*	*im*	*j*	*im*
Количество растений, шт.	224	7	108	114	3	30
Высота, см	4.9 ± 0.16 (2.8—11.3)	8.2 ± 1.10 (6.6—10.9)	7.1 ± 0.38 (2.7—12.2)	10.7 ± 0.61 (4.8—20.9)	7.7 ± 3.04 (6.0—10.8)	16.7 ± 2.88 (7.4—39.3)
Длина, см	6.0 ± 0.26 (2.9—13.7)	10.1 ± 0.63 (8.3—10.8)	10.7 ± 0.53 (2.8—17.4)	14.8 ± 0.65 (7.1—25.3)	12.0 ± 1.80 (10.8—13.8)	22.7 ± 3.11 (12.3—46.0)
Календарный возраст, лет	3.0 ± 0.14 (2.0—5.0)	4.4 ± 0.40 (4.0—5.0)	7.3 ± 0.26 (5.0—10.0)	8.2 ± 0.25 (6.0—10.0)	12.3 ± 1.31 (11.0—13.0)	13.2 ± 0.47 (11.0—15.0)
Возраст надземной части, лет	3.0 ± 0.14 (2.0—5.0)	4.4 ± 0.40 (4.0—5.0)	6.7 ± 0.28 (2.0—10.0)	7.0 ± 0.33 (3.0—10.0)	9.7 ± 1.31 (9.0—11.0)	9.3 ± 0.95 (5.0—15.0)
Диаметр стволика, мм	0.8 ± 0.04 (0.3—1.8)	1.7 ± 0.31 (0.95—2.2)	1.2 ± 0.06 (0.4—2.1)	1.9 ± 0.09 (1.1—3.7)	1.6 ± 0.15 (1.5—1.7)	2.7 ± 0.61 (1.4—9.6)
Максимальный возраст хвои по главной оси, лет	2.7 ± 0.11 (2.0—5.0)	3.4 ± 0.40 (3.0—4.0)	5.2 ± 0.24 (2.0—8.0)	5.6 ± 0.23 (2.0—9.0)	5.0 ± 1.96 (4.0—7.0)	6.9 ± 0.60 (4.0—10.0)
Максимальный возраст хвои по боковым побегам, лет	—	1.0	—	1.7 ± 0.15 (1.0—4.0)	—	3.2 ± 0.62 (1.0—7.0)
Высота образования первого бокового (межмутовочного) побега, лет	—	6.0 ± 0.92 (4.7—8.3)	—	7.2 ± 0.47 (2.1—14.6)	—	7.8 ± 0.96 (5.6—10.1)
Возраст образования первого бокового (межмутовочного) побега, лет	—	3.4 ± 0.40 (3.0—4.0)	—	6.1 ± 0.26 (4.0—8.0)	—	10.6 ± 0.78 (9.0—13.0)
Порядок ветвления	1.0	2.0	1.0	2.0 ± 0.02 (2.0—3.0)	1.0	2.3 ± 0.17 (2.0—3.0)
Доля кроны от высоты, %	—	26.2 ± 3.82 (22.4—37.3)	—	32.2 ± 2.87 (10.2—98.7)	—	48.3 ± 10.01 (4.4—100.0)
Доля живой кроны от высоты, %	—	26.2 ± 3.82 (22.4—37.3)	—	32.2 ± 2.87 (10.2—98.7)	—	46.4 ± 8.99 (4.4—80.2)
Возраст придаточной корневой системы, лет	—	—	0.2 ± 0.11 (0.0—3.0)	0.5 ± 0.20 (0.0—5.0)	0.7 ± 1.31 (0.0—2.0)	2.2 ± 0.72 (0.06.0)

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Параметры	Возрастные группы, лет				
	16—20			21—25	
	j	*im*	*v*	*im*	*v*
Количество растений, шт.	3	45	3	57	19
Высота, см	9.1 ± 7.64 (5.2—13.0)	22.0 ± 2.50 (10.3—42.7)	52.1 ± 11.09 (45.6—63.4)	29.9 ± 2.35 (14.6—60.0)	86.0 ± 11.05 (51.0—143.0)
Длина, см	14.4 ± 0.69 (14.0—14.7)	30.1 ± 2.58 (16.9—48.4)	66.4 ± 15.02 (57.1—81.6)	41.2 ± 2.66 (23.2—76.7)	97.9 ± 10.63 (60.4—161.4)
Календарный возраст, лет	17.0 ± 1.96 (16.0—18.0)	17.8 ± 0.41 (15.0—20.0)	19.3 ± 1.31 (18.0—20.0)	22.6 ± 0.36 (21.0—25.0)	23.5 ± 0.61 (21.0—25.0)
Возраст надземной части, лет	8.0 ± 1.96 (7.0—9.0)	10.4 ± 0.78 (6.0—17.0)	11.0 ± 2.26 (9.0—13.0)	14.3 ± 0.94 (7.0—23.0)	18.8 ± 1.52 (11.0—24.0)
Диаметр стволика, мм	1.4 ± 0.20 (1.3—1.5)	3.7 ± 0.41 (1.8—7.6)	15.1 ± 1.14 (14.0—16.0)	4.8 ± 0.46 (2.0—10.0)	14.6 ± 2.90 (7.1—24.0)
Максимальный возраст хвои по главной оси, лет	5.0 ± 1.96 (4.0—6.0)	7.2 ± 0.46 (5.0—11.0)	8.7 ± 2.36 (7.0—11.0)	7.7 ± 0.41 (5.0—13.0)	8.9 ± 0.97 (6.0—15.0)
Максимальный возраст хвои по боковым побегам, лет		4.9 ± 0.56 (1.0—9.0)	8.7 ± 2.36 (7.0—11.0)	6.2 ± 0.62 (3.0—17.0)	9.1 ± 0.91 (6.0—14.0)
Высота образования первого бокового (межмутовочного) побега, лет	—	—	41.0 ± 7.88 (36.7—49.0)	—	52.7 ± 6.13 (37.6—75.6)
Возраст образования первого бокового (межмутовочного) побега, лет	—	—	16.0 ± 1.13 (15.0—17.0)	—	19.1 ± 1.48 (13.0—21.0)
Порядок ветвления	1.0	2.6 ± 0.14 (2.0—3.0)	3.0 ± 1.13 (2.0—4.0)	2.9 ± 0.14 (2.0—4.0)	3.7 ± 0.26 (2.0—4.0)
Доля кроны от высоты, %	—	68.0 ± 6.30 (18.9—95.4)	91.2 ± 6.54 (85.3—96.8)	74.2 ± 3.37 (35.1—99.5)	88.9 ± 2.32 (78.9—100.0)
Доля живой кроны от высоты, %	—	63.6 ± 5.74 (18.9—90.2)	82.1 ± 15.24 (70.5—96.8)	65.6 ± 3.86 (30.1—93.8)	82.6 ± 3.50 (67.0—94.2)
Возраст придаточной корневой системы, лет	4.0 ± 1.96 (3.0—5.0)	4.9 ± 0.82 (0.0—10.0)	7.0 ± 2.26 (5.0—9.0)	5.7 ± 0.96 (0.0—13.0)	4.7 ± 1.45 (0.0—14.0)

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Параметры	Возрастные группы, лет				
	26—30		31—35		36—40
	im	*v*	*im*	*v*	*im*
Количество растений, шт.	54	26	36	40	21
Высота, см	31.9 ± 2.57 (14.8—57.0)	98.3 ± 12.33 (56.7—163.0)	32.0 ± 3.50 (12.3—54.8)	131.8 ± 15.01 (55.0—229.0)	37.5 ± 3.51 (23.7—49.5)
Длина, см	46.8 ± 2.69 (29.3—73.7)	112.4 ± 12.02 (71.1—180.9)	51.3 ± 3.83 (34.2—84.5)	145.0 ± 13.97 (77.8—239.3)	60.1 ± 4.84 (42.8—88.5)
Календарный возраст, лет	28.2 ± 0.36 (26.0—30.0)	28.4 ± 0.58 (26.0—30.0)	33.2 ± 0.52 (31.0—35.0)	32.9 ± 0.39 (31.0—35.0)	38.0 ± 0.72 (35.0—40.0)
Возраст надземной части, лет	14.9 ± 0.87 (7.0—22.0)	19.4 ± 1.08 (12.0—24.0)	15.1 ± 1.28 (6.0—24.0)	22.9 ± 1.29 (13.0—33.0)	17.8 ± 1.05 (13.0—22.0)
Диаметр стволика, мм	5.0 ± 0.58 (2.0—10.0)	16.7 ± 2.23 (8.2—29.0)	5.3 ± 0.73 (2.5—11.0)	20.1 ± 1.91 (10.0—31.0)	6.6 ± 1.02 (2.0—10.1)
Максимальный возраст хвои по главной оси, лет	7.6 ± 0.57 (3.0—13.0)	9.1 ± 0.73 (5.0—13.0)	7.5 ± 0.65 (4.0—11.0)	9.3 ± 0.67 (4.0—14.0)	8.3 ± 0.64 (6.0—11.0)
Максимальный возраст хвои по боковым побегам, лет	6.3 ± 0.53 (2.0—12.0)	9.9 ± 0.78 (7.0—16.0)	6.5 ± 0.73 (3.0—14.0).	9.6 ± 0.41 (6.0—12.0)	7.4 ± 1.02 (4.0—11.0)
Высота образования первого бокового (межмутовочного) побега, лет	—	43.0 ± 6.84 (27.3—67.5)	—	55.8 ± 7.09 (35.0—98.3)	—
Возраст образования первого бокового (межмутовочного) побега, лет	—	24.2 ± 0.90 (22.0—26.0)	—	25.5 ± 1.79 (18.0—32.0)	—
Порядок ветвления	3.0 ± 0.13 (2.0—4.0)	4.1 ± 0.23 (3.0—5.0)	2.9 ± 0.20 (2.0—5.0)	4.3 ± 0.17 (3.0—5.0)	3.4 ± 0.22 (3.0—4.0)
Доля кроны от высоты, %	80.1 ± 3.13 (46.8—96.6)	91.7 ± 1.93 (76.3—100.0)	79.9 ± 3.82 (55.3—100.0)	91.3 ± 1.99 (73.2—100.0)	80.6 ± 4.55 (63.3—100.0)
Доля живой кроны от высоты, %	67.0 ± 3.78 (34.1—94.5)	77.1 ± 6.03 (17.4—94.9)	64.5 ± 5.28 (9.3—95.0)	78.0 ± 2.96 (55.1—96.5)	63.3 ± 5.44 (39.4—82.1)
Возраст придаточной корневой системы, лет	9.9 ± 0.89 (2.0—16.0)	6.5 ± 1.26 (0.0—13.0)	13.6 ± 0.92 (8.0—19.0)	7.5 ± 1.07 (0.0—16.0)	15.2 ± 1.15 (10.0—19.0)

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Параметры	Возрастные группы, лет				
	36—40	41—50		51 и ст.	
	v	*im*	*v*	*im*	*v*
Количество растений, шт.	44	22	35	4	16
Высота, см	123.0 ± 14.73 (41.2—261.0)	41.2 ± 2.93 (32.2—57.0)	123.5 ± 15.06 (57.5—228.0)	45.3 ± 6.85 (38.8—55.1)	118.9 ± 29.00 (62.0—210.0)
Длина, см	142.6 ± 14.26 (73.1—273.2)	69.0 ± 4.69 (52.9—98.5)	151.1 ± 16.08 (90.0—261.9)	112.9 ± 30.86 (68.3—136.5)	157.6 ± 28.19 (96.7—263.8)
Календарный возраст, лет	37.9 ± 0.36 (35.0—40.0)	45.2 ± 1.21 (41.0—50.0)	45.1 ± 0.90 (41.0—50.0)	61.5 ± 10.39 (52.0—73.0)	55.4 ± 1.99 (51.0—66.0)
Возраст надземной части, лет	23.8 ± 1.08 (17.0—31.0)	19.3 ± 1.65 (12.0—29.0)	27.1 ± 1.88 (14.0—37.0)	20.8 ± 7.44 (13.0—31.0)	30.7 ± 3.49 (17.0—43.0)
Диаметр стволика, мм	18.6 ± 1.99 (6.4—33.1)	6.8 ± 0.87 (4.0—13.0)	19.8 ± 2.53 (7.0—34.1)	7.5 ± 2.33 (5.0—10.0)	19.9 ± 2.86 (12.3—29.0)
Максимальный возраст хвои по главной оси, лет	9.0 ± 0.51 (5.0—14.0)	8.0 ± 0.91 (4.0—12.0)	8.6 ± 0.52 (5.0—11.0)	8.0 ± 2.40 (6.0—11.0)	8.8 ± 1.12 (6.0—14.0)
Максимальный возраст хвои по боковым побегам, лет	10.0 ± 0.57 (6.0—14.0)	7.4 ± 0.61 (5.0—10.0)	9.4 ± 0.70 (4.0—16.0)	7.3 ± 2.32 (4.0—9.0)	10.4 ± 1.06 (8.0—16.0)
Высота образования первого бокового (межмутовочного) побега, лет	53.9 ± 7.23 (21.0—86.6)	—	55.0 ± 10.44 (21.8—103.0)	—	56.7 ± 10.46 (40.6—76.0)
Возраст образования первого бокового (межмутовочного) побега, лет	31.9 ± 1.51 (25.0—37.0)	—	37.9 ± 2.54 (26.0—48.0)	—	50.7 ± 2.04 (47.0—56.0)
Порядок ветвления	4.2 ± 0.15 (3.0—5.0)	3.3 ± 0.19 (3.0—4.0)	4.1 ± 0.15 (3.0—5.0)	3.5 ± 0.57 (3.0—4.0)	4.3 ± 0.30 (4.0—6.0)
Доля кроны от высоты, %	91.5 ± 2.01 (72.9—100.0)	77.5 ± 5.48 (50.5—100.0)	86.7 ± 2.52 (65.0—97.7)	89.5 ± 4.67 (85.6—96.4)	83.0 ± 6.95 (41.7—97.3)
Доля живой кроны от высоты, %	78.9 ± 3.04 (49.1—98.8)	58.0 ± 4.37 (37.1—83.9)	71.8 ± 5.28 (42.1—100.0)	70.1 ± 10.84 (54.1—77.7)	64.3 ± 8.50 (24.9—91.9)
Возраст придаточной корневой системы, лет	10.9 ± 1.41 (0.0—21.0)	20.8 ± 2.00 (9.0—28.0)	13.8 ± 1.42 (4.0—24.0)	29.5 ± 0.98 (29.0—30.0)	21.1 ± 3.06 (10.0—30.0)

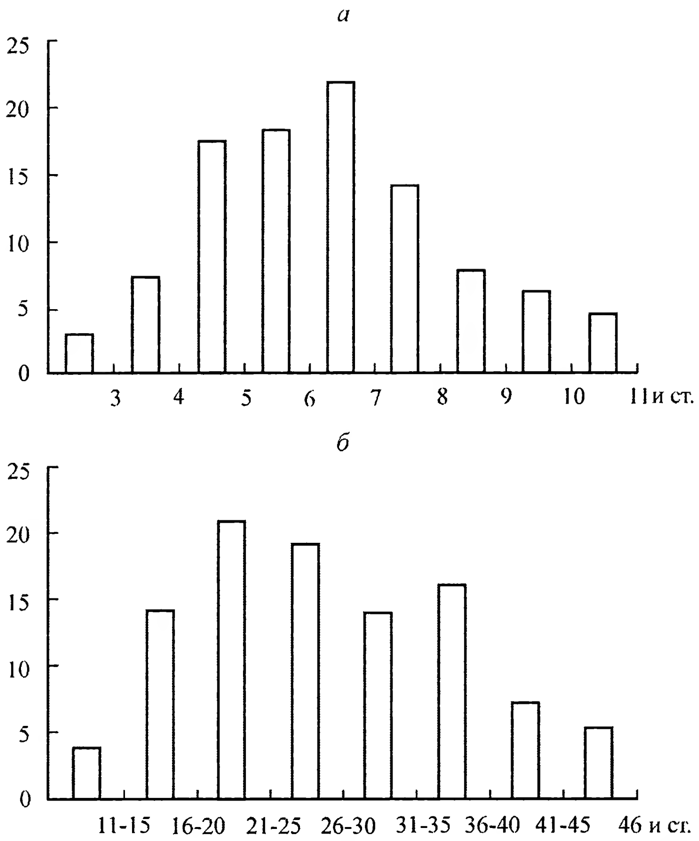


Рис. 1. Динамика формирования бокового (*а*) и межмутовочного (*б*) побега пихтой сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в подзоне хвойно-широколиственных лесов.

По оси абсцисс — возраст (группа возраста), лет; по оси ординат — доля растений, образовавших боковой (*а*) и межмутовочный побег (*б*) от общего количества растений, %.

лиственных лесов, составил 22 года. В имматурном периоде онтогенеза большинство растений пихты находятся до возраста 20—40 лет. В наилучших условиях подпологовой среды растения пихты завершают имматурный период онтогенеза в возрасте 12 лет. Максимальный возраст нахождения растений пихты в имматурном периоде онтогенеза, зафиксированный в подзоне хвойно-широколиственных лесов, составил 73 года.

Одной из адаптаций, способствующих длительному нахождению пихты в ювенильном периоде онтогенеза, является сохранность семядолей. Большинство ювенильных растений сохраняют семядоли до возраста 4—5 лет, отдельные растения до 9 лет. Семядоли служат дополнительной ассимиляционной поверхностью, в некоторой мере компенсирующей слаборазвитый ассимиляционный аппарат ювенильных растений пихты (табл. 2).

Длительное нахождение растений пихты в имматурном и виргинильном онтогенетических состояниях возможно благодаря переформированию главной корневой системы на придаточную и образованию многолетнего одревесневшего корневища — ксилоризома. Данное явление широко распространено в подзоне хвойно-широколиственных лесов, здесь большинство (80—100 %) растений формируют ксилоризом. Рост отдельного растения при ксилоризомном развитии представляет

ТАБЛИЦА 2

Динамика опадения семядолей у *Abies sibirica* на начальных этапах онтогенеза в подзоне хвойно-широколиственных лесов

Возраст, лет	Наличие семядолей, %	Возраст, лет	Наличие семядолей, %	Возраст, лет	Наличие семядолей, %
2	100	5	19	8	4
3	96	6	10	9	3
4	28	7	5	10	0

собой сложное явление. У растений пихты наблюдается изгиб гипокотиля и погребение его опадом листьев и хвои или моховым покровом. В первые 5—10 лет жизни базальная часть стволика постепенно оказывается под землей. На погребенной части стволика начинают образовываться придаточные корни, как правило на границе годичных приростов. Необходимо отметить, что к 20 годам 92 % растений пихты образуют как минимум один придаточный корень на погребенной части стволика (табл. 3).

В дальнейшем главная ось (стволик) ежегодно прирастает в высоту, в то же время подземная ее часть увеличивается вследствие полегания (рис. 2).

Обобщение полученных результатов позволило установить, что в предгенеративном этапе у растений пихты одного календарного возраста наблюдается ярко выраженная асинхронность в прохождении фаз онтогенеза. Реализуются два пути развития в зависимости от условий среды (рис. 3). Так, в наиболее благоприятных условиях (окна полога древостоя, микроповышения из гниющей древесины) наблюдаются быстрый рост, накопление максимально возможной биомассы, сжатые сроки прохождения отдельных этапов онтогенеза и как следствие — быстрый захват жизненного пространства. Растения, развивающиеся по данному пути, выполняют в ценопопуляции функцию освоения новых территорий и составляют до 20 % от общего количества предгенеративных растений.

В случаях, когда условия не позволяют растениям пихты развиваться по данному пути онтогенеза, они переходят в режим «ожидания» улучшения условий для роста и развития. При этом наблюдаются: медленный, поступательный рост, в результате которого растения пихты постепенно перерастают отдельные ярусы живого напочвенного покрова; задержка индивидуального развития, выражающаяся в увеличении продолжительности отдельных этапов онтогенеза; формирование ши-

ТАБЛИЦА 3

Динамика образования придаточных корней у *Abies sibirica* на начальных этапах онтогенеза в подзоне хвойно-широколиственных лесов (доля от общего количества растений данного возраста и онтогенетического состояния, %)

Возраст, лет	Ювенильные		Имматурные		Итого	
	+	–	+	–	+	–
2—5	0	100	0	100	0	100
6—10	14	86	25	75	20	80
11—15	66	34	70	30	70	30
13—20	100	0	91	9	92	8

Примечание. + — наличие придаточных корней, – — отсутствие придаточных корней.

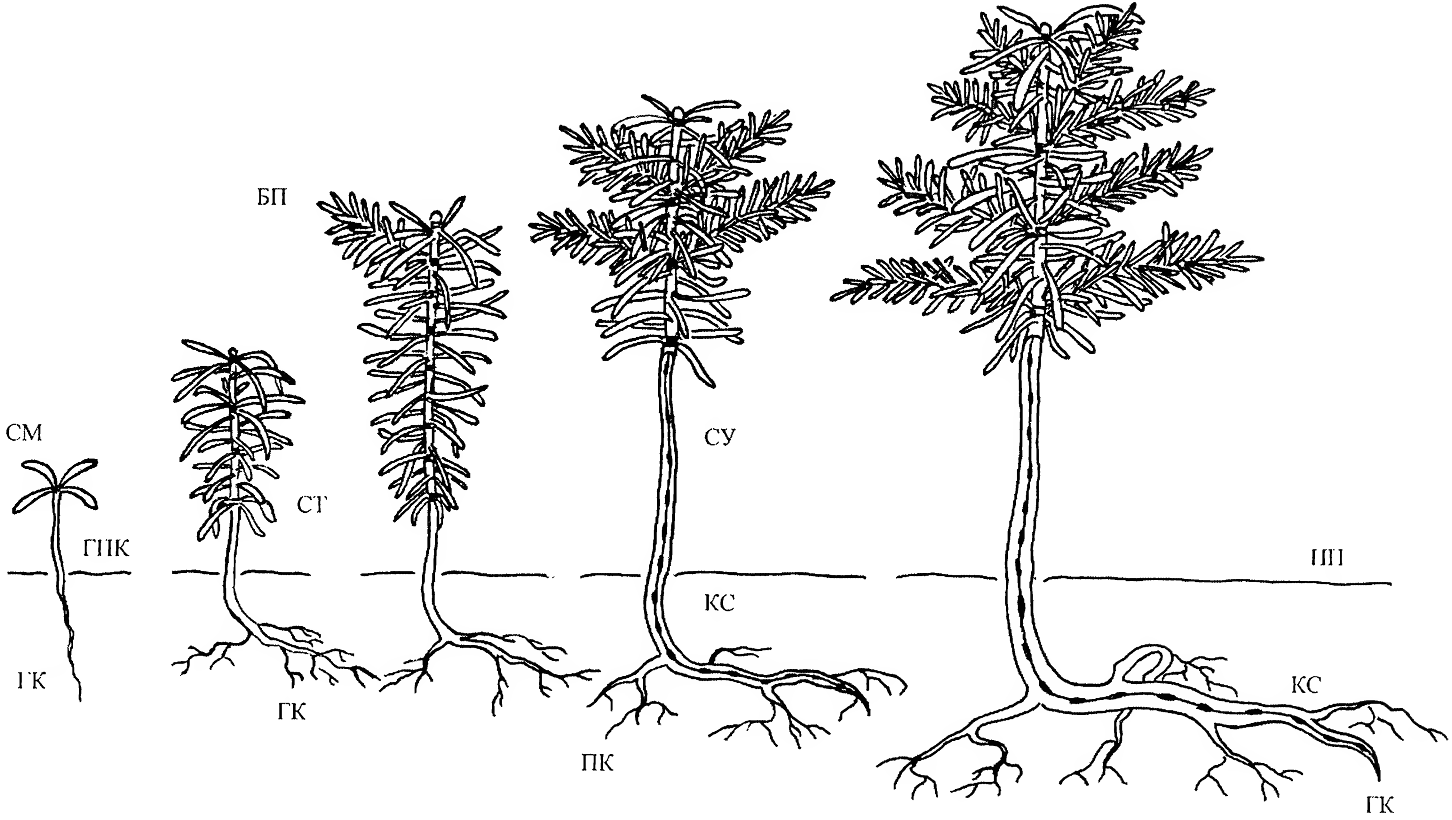


Рис. 2. Схема формирования ксилоризома у пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.).

СМ — семядоли, ГПК — гипокотиль, СТ — стволик, КС — ксилоризом, ПП — поверхность почвы, СН — сердцевинный узел, ГК — главный корень, ПК — придаточный корень, БП — боковой побег.

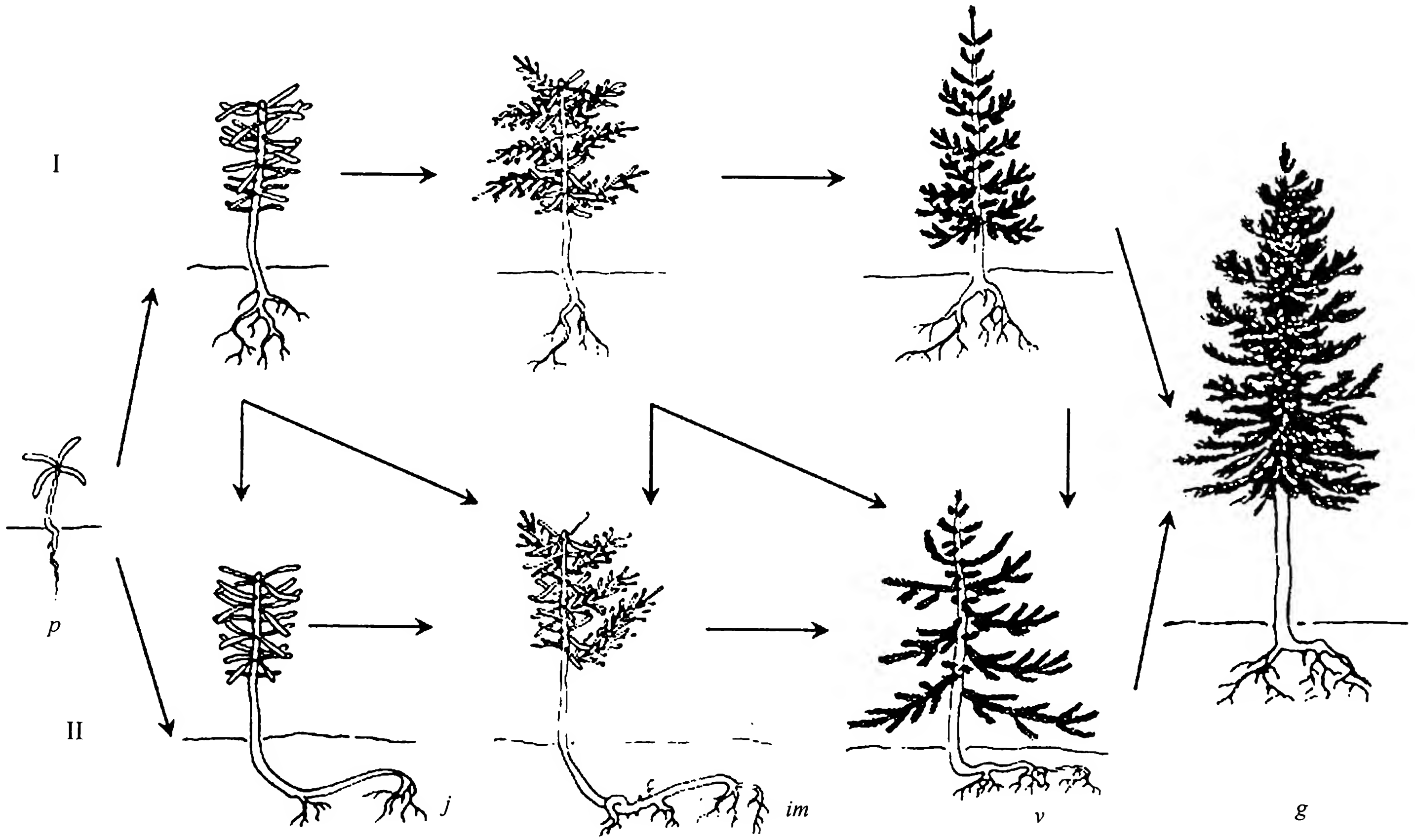


Рис. 3. Схема онтогенеза пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.).

Пути развития: I — в оптимальных условиях среды, II — в экстремальных условиях среды. Онтогенетические состояния: *p* — всход, *j* — ювенильное, *im* — имматурное, *v* — виргинильное, *g* — генеративное. Стрелки — возможные переходы.

рококонической или зонтиковидной кроны, которая максимально использует доступную лучистую энергию. Адаптивным механизмом, позволяющим растениям пихты переходить в режим «ожидания», является формирование ксилоризома. В ценопопуляционном аспекте основная функция растений данной группы развития — удержание территории, кроме того растения данной категории являются резервом популяции на случай улучшения лесорастительной обстановки.

Необходимо отметить, что приведенные два пути развития не являются статичными, так как наблюдаются переходы. Так, при улучшении условий среды (в первую очередь условий освещенности, например, падение рядом стоящего взрослого дерева) растения переходят из режима «ожидания» в режим быстрого роста, что происходит при условии, если растения не достигли критического возраста.

Наличие в предгенеративном этапе онтогенеза пихты таких путей развития позволяет отдельному растению выживать в крайне неблагоприятных условиях среды, зачастую близких к сублетальным. На популяционном уровне наличие в ценопопуляции растений растущих и развивающихся различными путями, обеспечивает расширение экологической ниши пихты сибирской, способствует сокращению элиминации в постоянно меняющихся условиях среды, поддерживает высокий уровень численности популяции и в конечном итоге обеспечивает устойчивость популяции.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 08-04-97017).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белостоков Г. П. Возрастные фазы в морфогенезе подроста древесных растений // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 1. С. 86—98.

Бойченко А. М. О методических особенностях определения возраста у подроста хвойных, растущих в Северной тайге // Лесной журн. 1969. № 6. С. 151—152.

Горичев Ю. П., Давыдычев А. Н., Алибаев Ф. Х. Характеристика широколиственно-темнохвойных лесов Южно-Уральского государственного природного заповедника // Вестн. ОГУ. 2006. № 4. Приложение «Биоразнообразие и биоресурсы». С. 30—33.

Давыдычев А. Н., Кулагин А. Ю. Феномен различия календарного и биологического возрастов ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в широколиственно-хвойных лесах Уфимского плато // Лесной вестник. 2004. № 4. С. 28—32.

Давыдычев А. Н., Кулагин А. Ю., Горичев Ю. П. Естественное возобновление темнохвойных лесов Южного Урала (на примере Южно-Уральского государственного природного заповедника (ЮУГПЗ)) // Лесной вестник. 2006. № 3. С. 46—54.

Кирсанов В. А. К изучению ценотических популяций лесообразующих древесных растений на пробных площадях (элементы методики) // Биогеоценотические исследования на Урале. Свердловск, 1982. С. 58—77.

Кожевникова Н. Д. Биология и экология тянь-шаньской ели. Фрунзе, 1982. 240 с.

Корчагин А. А. Определение возраста деревьев умеренных широт // Полевая геоботаника Т. II. М.; Л., 1960. С. 209—241.

Кулагин Ю. З. О многолетней почвенной мерзлоте в Башкирском Предуралье // Экология. 1976. № 2. С. 24—29.

Кулагин Ю. З. Экологические ареалы пород-лесообразователей в районе Уфимского плато // Лесоведение. 1978. № 5. С. 24—29.

Мартьянов Н. А. Особенности начальных этапов онтогенеза хвойных в различных лесорастительных условиях // Дендроэкология: техногенез и вопросы лесовосстановления. Уфа, 1996. С. 36—49.

Мартьянов Н. А., Баталов А. А., Кулагин А. Ю. Широколиственно-хвойные леса Уфимского плато. Уфа, Гилем, 2002. 222 с.

Махатков И. Д. Поливариантность онтогенеза пихты сибирской // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. № 6. С. 79—88.

Николаева С. А. Начальные этапы онтогенеза *Pinus sibirica* (Pinaceae) в условиях средней тайги // Бот. журн. 2001. Т. 87. № 3. С. 62—71.

Нухимовская Ю. Д. Онтогенез пихты сибирской в условиях Подмосковья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1971. № 2. С. 105—112.

Попов Г. В. География, структура и производительность елово-пихтовых лесов Башкирии // Охрана, рациональное использование и воспроизводство лесных ресурсов Башкирии. Тез. докл. науч.-практ. конференции. Уфа, 1974. С. 66—70.

Придня М. В. Опыт определения возраста у подроста ели сибирской по сердцевинным узлам // Лесоведение. 1967. № 5. С. 72—77.

Романовский А. М. Поливариантность онтогенеза *Picea abies* (Pinaceae) в Брянском полесье // Бот. журн. 2000. Т. 86. № 8. С. 72—85.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.

Parent S., Morin H., Messier Ch. Effects of adventitious roots on age determination in Balsam fir (*Abies balsamea*) regeneration // Can. J. For. Res. 2000. Vol. 30. N 3. P. 513—518.

SUMMARY

The study of the peculiarities of *Abies sibirica* Ledeb. ontogeny pregenerative stage was carried out in the broad-leaved-conifer forests of the Ufa Plateau (Cisurals) and broad-leaved-dark conifer forests of the west macro slope of the South Urals. For the first time description of *A. sibirica* ontogeny pregenerative stage has been made with account of the exact age determined by the anatomical section method. *A. sibirica* plants of the same age significantly differ in linear dimensions (in 2—6 time). Different duration of certain periods and different ontogeny stages of the even-aged plants are marked. *A. sibirica* trees are able to maintain the juvenile stage up to 22 years, and the immature one up to 73 ages. Different duration of the ontogeny periods is resulted both from a complex of factors characterizing forest conditions, and from micro ecological heterogeneity under the forest cover. Two development pathways have been revealed in the ontogeny pregenerative stage of *A. sibirica* depending on environmental conditions. Fast growth, short terms of ontogeny periods and highest possible accumulation of biomass are observed under optimal conditions. Under extrime conditions, the plants are characterized by slow growth, forming of broad conic or umbrella-shaped crown and delay of individual development with xylorhizome forming (75—90 % plants). Such pathways of development provides expansion of *A. sibirica* ecological niche, reduces elimination under highly changeable environmental conditions, maintains a high level of the population, and finally provides the population resistance.

УДК 581.4 : 582.675.1 : 577.21 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 5

© Т. А. Мальцева, Н. П. Савиных

ПОБЕГООБРАЗОВАНИЕ И ЦВЕТОРАСПОЛОЖЕНИЕ У *RANUNCULUS SCELERATUS* (*RANUNCULACEAE*)

T. A. MALTSEVA, N. P. SAVINYKH. SHOOT FORMATION AND INFLORESCENCE PECULIARITIES IN *RANUNCULUS SCELERATUS* (*RANUNCULACEAE*)

Вятский государственный гуманитарный университет
610007 Киров, ул. Ленина, 198, кафедра ботаники
E-mail: botany@vshu.kirov.ru;
Поступила 05.06.2007
Окончательный вариант получен 06.05.2008

У озимых и однолетних особей *Ranunculus sceleratus* L. подробно описана размерная и морфологическая поливариантность в строении терминальных флоральных единиц и боковых элементов синфлоресценции. Выявлены модусы возникновения этой поливариантности: включение в зону обогащения разного числа метамеров, образование сериальных комплексов, редукция структурных элементов соцветия. На основании выделенных структурно-функциональных зон побега показано, что их набор для отдельных растений в основном одинаков, однако число метамеров зоны индивидуально. Установлено, что вся или почти вся надземная часть особи *R. sceleratus*, согласно представлениям W. Troll (1964), является синфлоресценцией. Предпринята попытка нового подхода к описанию онтогенеза однолетников: характеристика онтогенетических состояний, начиная с прегенеративного периода, с позиций развития монокарпического побега.

Ключевые слова: побегообразование, структурно-функциональная зона, цветорасположение, синфлоресценция, флоральная единица, *Ranunculus sceleratus*.

В конце прошлого века как самостоятельный раздел биологического знания оформилась биоморфология растений (Хохряков, 1981). К настоящему времени разработаны концепция дискретного описания онтогенеза (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Жукова, 1995, и др.), теория поливариантности онтогенеза растений (Жукова, 1995; Поливариантность.., 2006). Все чаще структура растений рассматривается с позиций модульной организации (Антонова, Лагунова, 1999; Марфенин, 1999; Лебедева, Лапиров, 2006; Савиных, 2000; Поливариантность.., 2006). В соответствии с представлениями Troll (1954, 1964) по-новому оценивается роль соцветий в сложении биоморф (Дорохина, 1995; Байкова, 1996, и др.). Развиваются представления о популяционной жизни растений (Жукова, 1995; Поливариантность.., 2006; Османова, 2007). Эти разделы разработаны главным образом на основе изучения наземных растений.

В последние годы активно с вышеуказанных позиций исследуют также водные и прибрежно-водные растения (Савиных, 2000, 2003а, б; Пестова, 2003; Петухова, 2003; Вишницкая, Савиных, 2006а, б; Лелекова, 2006; Лелекова, Савиных, 2006а, б; Мальцева, 2006; Оберемок, Савиных, 2006; Петухова, Савиных, 2006а, б, 2007; Савиных, Лелекова, 2006, и др.). Недостаточно изучена биоморфология некоторых, в том числе кистекорневых трав из экологической группы гигрогелофитов — растений, типичными местообитаниями которых являются низкие уровни береговой зоны затопления, зона контакта берега и водного тела и прибрежные отмели с глубиной до 20 (40) см (Папченков и др., 2003). Основные представители таких кистекорневых трав — многолетние растения. Но есть однолетние и озимые монокарпики, сходные с ними по типу подземных органов и имеющие близкородственные многолетние виды этой биоморфы. Именно таким является лютик ядовитый — *Ranunculus sceleratus* L.

Особенно важным свойством для обеспечения длительного существования растений во времени и пространстве является способность к самоподдержанию их популяций. У монокарпиков это исключительно семенное размножение. Специфические условия обитания *R. sceleratus*, как и других гигрогелофитов (много света и воды), позволяют максимально реализовать морфогенетические потенции особи, особенно в репродуктивной сфере. Изучение цветорасположения, как одной из особенностей структурной организации части побега, несущей цветки у этого растения, даст возможность оценить способности особей данного вида к семенному размножению, а также уточнить жизненные стратегии у кистекорневых трав в целом. Кроме того, это позволит выявить возможные единые элементы структуры особей, обеспечивающие эти стратегии в пределах близких таксонов (других видов *Ranunculus* L. и других родов сем. *Ranunculaceae*), что и предполагают наши дальнейшие исследования.

Основные этапы онтогенеза *R. sceleratus* описаны в литературе (Буланый, Соломаха, 1983; Буланый, Розманова, 1993; Барыкина, Чубатова, 2002). В этих работах приведены усредненные характеристики онтогенетических состояний без анализа структурной и динамической поливариантностей, анализа строения побеговых систем с позиций цветорасположения и структурной организации, обсуждения адаптаций растения к условиям обитания.

Целью нашего исследования стало выяснение структурной организации и эколого-ценотических адаптаций кистекорневого однолетника *R. sceleratus*. Для достижения ее было необходимо изучить строение особей в каждом онтогенетическом состоянии, особенно во время генеративного периода, и цветорасположение с позиций теории поливариантности онтогенеза растений.

Материал и методика

Изучена популяция *R. sceleratus*, произрастающая на Южном Урале (с мая 2006 г. по сентябрь 2007 г.). Эта популяция расположена по берегу Шершневского водохранилища вблизи северной границы г. Челябинска. Кроме того, проанализированы образцы *R. sceleratus* в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) и кафедры ботаники Вятского государственного гуманитарного университета, Гербарии им. В. П. Самарина в Челябинском государственном педагогическом университете.

В ходе работы использованы полевые, лабораторные и камеральные методы. Для детального изучения структуры особей собирали по 10—15 растений через 10—14 дней. Часть особей фиксировали в спирте и использовали для монтировки гербария. Стационарно наблюдали за 30 маркированными особями с периодичностью в 10 дней.

При полевых исследованиях и камеральной обработке учитывали следующие признаки: высоту растений, число метамеров главного и боковых побегов, степень и тип ветвления главного побега, число, размер и форму листьев, наличие и особенности семядолей, листорасположение, тип соцветий. При изучении корневой системы учитывали наличие главного корня и число придаточных корней. Тип верхушечных и пазушных почек в разные периоды развития особей определяли по строению покровов и состоянию апикальной меристемы (последнее — с позиций Т. И. Серебряковой, 1983).

Онтогенетическое состояние каждой особи характеризовали согласно концепции дискретного описания онтогенеза (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Жукова, 1983, и др.). Цветорасположение изучали согласно представлениям Troll (1964). Структурно-функциональные зоны побегов выделяли по Troll (1964) с учетом последующих дополнений (Мусина, 1976; Борисова, Попова, 1990). Строение особей, особенности цветорасположения и побегообразования оценили с позиций теории поливариантности онтогенеза (Жукова, 1995, и др.). Строение типичных особей и их вариантов изображали в виде схем, рисунков, фотографий. Результаты представлены в рисунках данной статьи.

Результаты и обсуждение

Цветение и созревание плодов у *R. sceleratus* продолжается с мая по сентябрь, поэтому на растении одновременно есть плоды, цветки и бутоны. Плод сухой, апокарпный, полимерный — многоорешек (Левина, 1981). Плодик односемянный, обратнояйцевидный, сильно сдавленный с боков, со слегка загнутым носиком, 0.9 ± 0.1 мм дл. и 0.7 ± 0.1 мм шир. (Буланый, Соломаха, 1983).

Зародыш зрелого семени у большинства видов рода *Ranunculus*, как правило, глобулярный, не дифференцирован на органы, на что указывает Э. С. Терехин (1997), ссылаясь на работы R. Souèges (1913) и B. Haccius (1957). В семенах же

R. sceleratus в отличие от таковых у многих видов этого рода зародыш дифференцирован на семядоли и осевую часть, окружен эндоспермом (Барыкина, Чубатова, 2002). Представления о длительности латентного периода у особей этого вида неоднозначны. По данным Ю. И. Буланого и Е. В. Розмановой (1993), всхожесть семян, хранившихся месяц при комнатной температуре, 18—20 %. Молодые растения *R. sceleratus* появляются и осенью, и весной. На основании этого авторы считают, что латентный период в онтогенезе данного вида может длиться до одного года, поэтому покой семян возможен. В 2007 г. мы заложили опыт по выращиванию растений из семян текущего года. Молодых растений не обнаружено. На основании этого полагаем, что для выхода семян из состояния покоя, видимо, нужна холодовая стратификация и более длительный период. Вероятно, и весной, и в более позднее время молодые растения развиваются из семян, образовавшихся в разное время и сохранившихся в почве с прошлого года.

Наши данные по онтогенезу *R. sceleratus* в основном соответствуют таковым, полученным ранее (Буланый, Розманова, 1993; Барыкина, Чубатова, 2002). Прорастание семян надземное. Проростки характеризуются эллиптическими семядолями 2—5 мм дл. и 1—3 мм шир., главным и несколькими придаточными корнями. С первых этапов онтогенеза тип корневой системы становится смешанным.

У особей в прегенеративном периоде побеговая система надземная в виде вегетативного розеточного побега. Листорасположение очередное. Листья длинночерешковые, блестящие, слегка мясистые. Форма листовой пластинки (особенно степень ее расчлененности) варьирует у особей разных онтогенетических состояний. Ювенильные растения имеют семядоли и листья с тройчатолопастными пластинками. Главный корень отмирает, корневая система поверхностная, мочковатая из множества (до 40) неветвящихся придаточных корней без корневых волосков. Особь приобретает вид типичного кистекорневого растения. При переходе в имматурное состояние листовые пластинки становятся тройчатораздельными с тройчатолопастными долями. У имматурных особей листовые пластинки тройчатотрассеченные, с цельными сегментами. Черешок у них до 11 см дл., пластинка 1.6 см дл. и 2.5 см шир. В пазухах верхних листьев есть зачатки пазушных почек. Такие особи в стадии вегетативного ассимилирующего розеточного главного побега с 5—9 листьями в надземной части способны перезимовать. У растений виргинильного онтогенетического состояния листовые пластинки тройчаторассеченные на дву-трехраздельные сегменты.

Главный побег в течение всего времени от формирования первых листьев до заложения соцветий вегетативный розеточный подобен монокарпическому побегу многолетних трав в фазе вегетативного ассимилирующего побега, по терминологии И. Г. Серебрякова (1952).

По данным Ю. И. Буланого (1987), верхушечная почка главного побега озимых растений становится вегетативно-генеративной только весной. У отдельных осенних особей в них мы обнаружили зачатки цветков. Почки являются открытыми, защищены основаниями листьев и содержат зачатки 4—5 листьев и 2 цветков, один из которых пазушный, а другой терминальный (рис. 1, *А*). В пазухе листочка первого метамера находится почка из двух листовых зачатков и двух цветков, также пазушного и терминального (рис. 1, *Б*). У вышерасположенных метамеров пазушных почек не обнаружено. Таким образом, верхушечные почки у озимых растений могут быть не только вегетативными, но и вегетативно-генеративными. Поскольку апекс зимующих вегетативно-генеративных верхушечных почек исчерпал свои меристематические возможности в результате образования терминального цветка, они, по терминологии Т. И. Серебряковой (1983), финальные, а вегетативные —

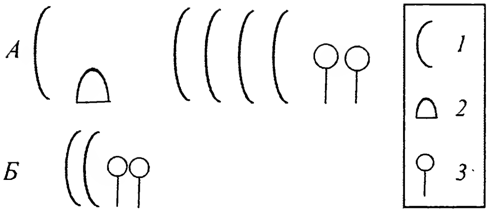


Рис. 1. Схема строения верхушечной почки у зимующей особи (*А*) и почки в пазухе ее первого листа (*Б*) у *Ranunculus sceleratus*.

1 — зачаточный лист, *2* — пазушная почка, *3* — зачаток цветка.

промежуточные. В вегетативно-генеративных почках заложены все метамеры побега, которые разовьются в будущем году, за исключением отдельных их частей — пазушных почек.

Наличие зимующих финальных почек у отдельных особей *R. sceleratus* подтверждает необходимость выделения скрытогенеративного онтогенетического состояния (Барыкина, Чубатова, 2002) в индивидуальном развитии этого вида. Растения на этой стадии онтогенеза по морфологическим признакам сходны с особями прегенеративного периода, но в их почках уже сформированы цветки или соцветия. По нашим данным, в это состояние растение переходит в разное время года и пребывает в нем в течение разного времени (от нескольких месяцев у озимых форм до нескольких недель у яровых). Поэтому особи *R. sceleratus* зимуют обычно в виргинильном онтогенетическом состоянии, реже — в имматурном или скрытогенеративном. Соответственно длительность данных состояний онтогенеза у разных особей различна, что свидетельствует о поливариантности темпов развития особей этого вида.

С переходом к цветению формируется удлиненная часть полурозеточного монокарпического побега. Бороздчатый полый стебель у генеративных особей 10—70 см выс. несет короткочерешковые листья, которые постепенно сменяются сидячими. Листовые пластинки всех листьев удлиненной части побега рассеченные, причем снизу вверх листовая пластинка постепенно упрощается. Трехлопастные доли ее сменяются неравномерновыемчатыми, а затем ланцетными. Корневая система дифференцирована на толстые слабоветвящиеся с хорошо заметной морщинистостью корни — контрактильные и более тонкие неветвящиеся корни — всасывающие.

В пазухах листьев закладываются почки и сразу же без периода покоя преобразуются, за редким исключением, в силлептические побеги: вегетативно-генеративные (паракладии) или генеративные (боковые оси соцветия), каждый из которых заканчивается цветком. Поэтому к осени почти все растение, за исключением нескольких базальных метамеров, представляет собой монотелическую синфлоресценцию, по терминологии Troll (1964).

Полурозеточный главный побег генеративных особей ветвится до IV—V порядков. Флоральная зона (Буланый, 1987; Кузнецова и др., 1992) представлена метелковидным фрондозно-брактеозным тирсом.

Анализ осей I и II порядков позволил выделить ряд вариантов структурных элементов соцветия, образованных разным сочетанием целых и измененных флоральных единиц (ФЕ) соцветия, по терминологии Т. В. Кузнецовой и др. (1992).

1. Целая ФЕ — монохазий (рис. 2, *1*); в паракладиях монохазий может быть дополнен вегетативным участком из 1—2 метамеров (рис. 2, *7*, *8*).

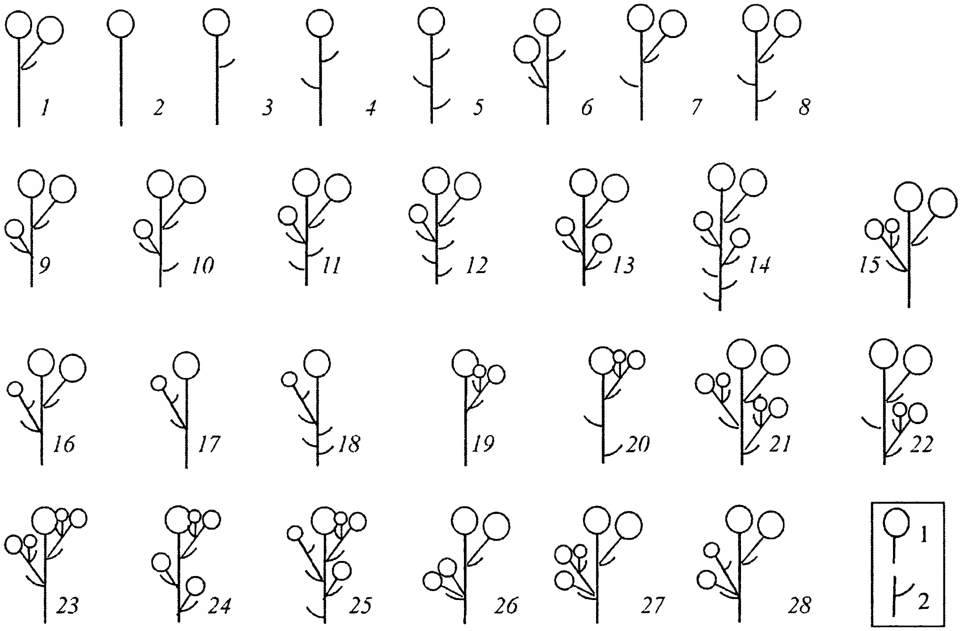


Рис. 2. Варианты структур осей I и II порядков соцветия у *Ranunculus sceleratus*.
1 — цветок, 2 — лист (пояснения в тесте).

2. Одиночный цветок (рис. 2, *2*).

3. Одноосная ФЕ: целая ФЕ с неразвившимся пазушным цветком (рис. 2, *3*). В паракладиях удлиненной части она может быть дополнена вегетативным участком, содержащим до 2 метамеров (рис. 2, *4*); а у паракладиев розеточной части — до 3 (рис. 2, *5*).

4. Целая ФЕ на верхушке и боковая ось в виде одиночного цветка у нижерасположенных метамеров (рис. 2, *9*); такие же оси с вегетативной частью из 1—3 метамеров (рис. 2, *10—12*). Наибольший вегетативный участок имеют паракладии розеточной части побега.

5. Целая ФЕ и два одиночных пазушных цветка в составе нижерасположенных метамеров (рис. 2, *13*). В паракладиях розеточной части побега эта структура может быть дополнена 1—3 вегетативными метамерами (рис. 2, *14*). Внешне такие и описанные выше (рис. 2, *9—12*) генеративные побеги имеют вид закрытой кисти, но отличаются от нее базипетальным зацветанием.

6. Одноосная ФЕ и одиночный цветок в пазухе листа нижележащего междоузлия (рис. 2, *6*).

7. Две целых ФЕ (рис. 2, *15*).

8. Комбинация из целой и одноосной ФЕ (рис. 2, *16*).

9. Одиночный цветок и пазушная одноосная ФЕ (рис. 2, *17*). В паракладиях розеточной части этот элемент может быть дополнен вегетативным участком из 3 метамеров (рис. 2, *18*).

10. Одиночный цветок и целая ФЕ (рис. 2, *19*); в паракладиях структура дополнительно несет 2 вегетативных метамера (рис. 2, *20*).

11. Три целые ФЕ (рис. 2, *21*).

12. Две целые ФЕ, разделенные одним вегетативным метамером (рис. 2, *22*).

13. Одиночный терминальный цветок и две целые ФЕ в составе нижерасположенных метамеров (рис. 2, *23*).

14. Одиночный цветок, целая ФЕ и два одиночных цветка — по одному в пазухе нижерасположенных метамеров (рис. 2, *24*).

15. Одиночный цветок, целая ФЕ, одноосная ФЕ, одиночный цветок и вегетативный метамер (рис. 2, *25*).

Иногда в синфлоресценции имеются и более разветвленные структуры, порядок ветвления которых достигает IV—VI. Они встречаются обычно среди паракладиев удлиненной части побега или образуются из пазух листьев его розеточной части.

Таким образом, все вышеописанные структурные элементы синфлоресценции *R. sceleratus* представляют собой побеги — удлиненные закрытые генеративные или вегетативно-генеративные. Они различаются по числу метамеров, наличию и типу боковых осей в их составе.

Сравнение всех структур, выявленных у *R. sceleratus*, показало, что синфлоресценция образована лишь 3 вариантами ФЕ: монохазий (рис. 2, *1*), одноосная ФЕ (рис. 2, *3*) и одиночный цветок на длинном цветоносе (рис. 2, *2*). Данные ФЕ могут быть объединены в 28 разных сочетаниях (рис. 2). Из всех этих вариантов структурных элементов синфлоресценции только целая ФЕ и одноосная ФЕ (рис. 2, *1, 2*) могут быть и терминальными, и боковыми. Все остальные — боковые: развиваются из пазушных почек главного и побегов последующих порядков ветвления. Поэтому они, являясь гомологами по положению, демонстрируют морфологические потенции вида в формировании боковых элементов побега.

Кроме того, из этих же флоральных единиц в составе синфлоресценции *R. sceleratus* образованы еще и сериальные комплексы (рис. 2, *26—28*). Эти комплексы обычно обнаруживаются у вегетативно-генеративных побегов, расположенных в основании главного побега (в составе метамеров розеточной и удлиненной частей), и представляют собой оси III порядка ветвления.

Боковые оси главного побега различны не только по строению, но и по положению. Наиболее разветвленные из них расположены в верхней и средней его частях, что свидетельствует об акро-мезотонном ветвлении (рис. 3). Это часто встречается в системах цветоносных осей монокарпических побегов многолетников после снятия апикального доминирования в результате формирования терминального цветка или соцветия (например, у *Veronica longifolia* L., по данным Т. И. Серебряковой и Т. Н. Кагарлицкой (1972)). Образование паракладиев обеспечивает растению успешную репродукцию благодаря формированию дополнительной ассимилирующей поверхности за счет включения в их

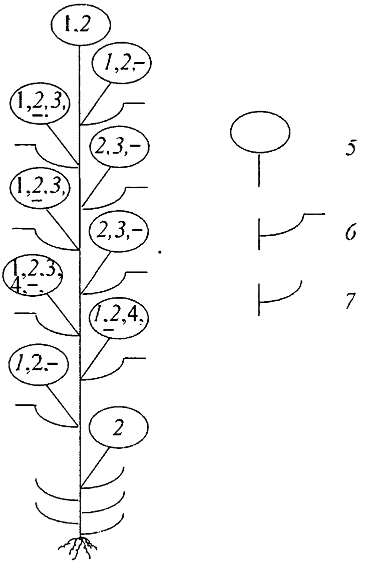


Рис. 3. Схема расположения терминальной и пазушных цветоносных структур на главном побеге *Ranunculus sceleratus*.

1 — терминальная неразветвленная структура осей I и II порядков (цветок; цветок с разным числом вегетативных метамеров); *2—4* — порядки ветвления; *5* — пазушная структура; *6* — лист удлиненной части побега; *7* — лист розеточной части. Выделенные курсивом цифры — преобладающий порядок ветвления оси; дефис — наличие метамера с нереализованной пазушной почкой.

состав нескольких вегетативных метамеров. Обычно, чем ниже по главному побегу расположен такой вегетативно-генеративный побег, тем большее число вегетативных метамеров имеется в его составе.

Часто в составе несущей соцветие части главного побега есть 1—2 вегетативных метамера с нереализованными вегетативно-генеративными почками. Далее следуют метамеры с вегетативно-генеративными боковыми побегами. Это можно иногда наблюдать у монокарпических побегов многолетников, например у *V. incana* L., моноциклические монокарпические побеги которых рассматриваются как паракладии (Серебрякова, Кагарлицкая, 1972).

Анализ строения побеговой системы у генеративных особей *R. sceleratus* показал, что участки ее неоднородны и по строению, и по функциям.

Поддерживая мнение Р. П. Барыкиной (2005) о возможности выделения вдоль оси главного побега однолетних растений структурно-функциональных зон, различаем в пределах главного побега *R. sceleratus* 3 зоны, подобно таковым у монокарпических побегов многолетних трав (рис. 4).

Зона торможения включает две области: нижнюю и среднюю. Нижняя область — зона торможения (НЗТ) — содержит несколько базальных метамеров розеточного участка с отмершими листьями, которые благодаря интенсивной контрактильной деятельности корней перемещаются в почву. Эта часть побега вместе с корневой системой обеспечивает растению вертикальное положение. Боковых побегов в этой зоне нет. Средняя область — зона торможения (СЗТ) — это вышерасположенные от 2—3 до 10 и более метамеров розеточной части (у некоторых особей и несколько метамеров удлиненного участка), с листьями срединной формации, выполняющих ассимилирующую функцию. Боковые побеги также не образуются.

Зона обогащения (ЗО) — часть побега, включающая 3—10 метамеров, из пазушных почек которых развиваются генеративные или вегетативно-генеративные побеги. Обычно междоузлия этой зоны удлинены, но у нескольких базальных метамеров могут быть и короткими. Отдельные метамеры этой зоны не имеют боковых побегов, но пазушная почка в их составе есть всегда. В ней может быть сформирована, как уже указывалось, не только вегетативная часть, но и зачатки цветков. Листья у вышерасположенных метамеров главной оси постепенно упрощаются. Главная функция этой части растения — семенная репродукция.

Верхушечное соцветие (ВЦ). Эта зона представлена монохазием — целой ФЕ или, как правило, ФЕ, редуцированной до одного терминального цветка.

Набор структурно-функциональных зон побега и их последовательность определены. Протяженность каждой зоны (особенно число метамеров и строение боковых побегов в ее составе) индивидуально для отдельных растений, чем определяется их габитус и разнообразное строение генеративных особей. Растения могут быть неветвящимися и с разной степенью ветвления, что определяется строением элементов соцветия. В этом проявляется их морфологическая и размерная поливариантность.

Внутривидовую поливариантность *R. sceleratus* можно объяснить несколькими модусами, уже описанными для других видов (Жукова, 1995; Савиных, 2000, и др.): включение в зону обогащения разного числа метамеров, что приводит к разной степени разветвленности соцветия; образование сериальных комплексов, которые могут состоять из цветка, соцветий и вегетативных метамеров в разных комбинациях; редукция структурных элементов соцветия до одиночных цветков на цветоносах и до полного отсутствия сформированных пазушных структур: вегетативно-генеративных и генеративных побегов или их систем.

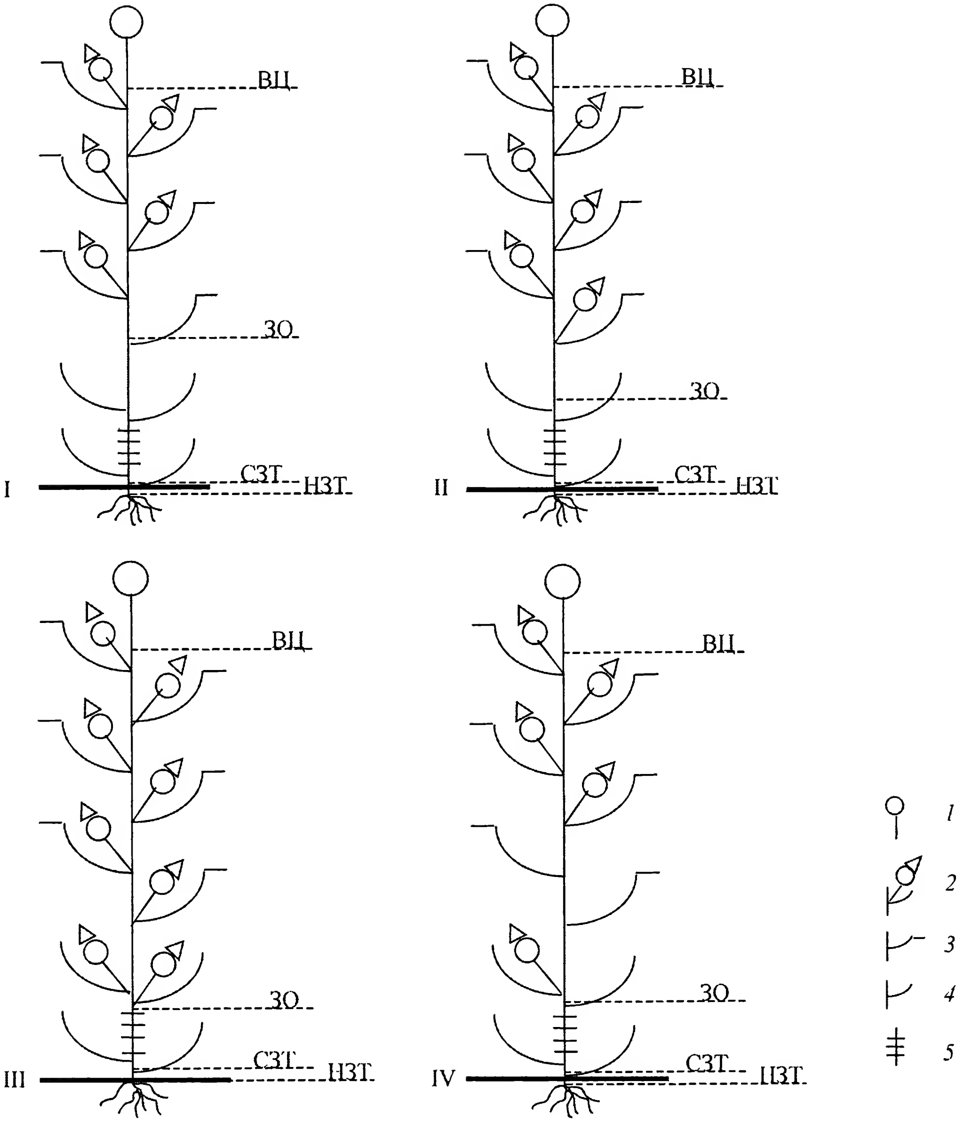


Рис. 4. Варианты расположения структурно-функциональных зон побега у *Ranunculus sceleratus*.
1 — цветок; *2* — боковой генеративный или вегетативно-генеративный побег; *3* — лист удлиненной части; *4* — лист розеточной части; *5* — метамеры, аналогичные вышележащим; пазушные почки и отмершие листья не указаны.

Вышеизложенное позволяет отметить следующие онтогенетические адаптации кистекорневых однолетних прибрежно-водных растений. Выявленная поливариантность темпов развития обеспечивает существование и закрепление растений на длительно заливаемых водой территориях. Совместно с длительным функционированием пазушных меристем она определяет структурную поливариантность побеговых систем, проявляющуюся в разной степени ветвления боковых осей. Последнее поддерживается условиями среды (достаточно высокой влажностью) и хорошо развитой корневой системой растения. В совокупности адаптации на уровне целых особей и побеговых систем обеспечивают семенное размножение при минимальной площади ассимилирующей поверхности и в течение длительного временного периода. В конечном итоге адаптации способствуют поддержанию численности особей в популяции, активному семенному размножению и расселению вида.

Таким образом, в отличие от многолетников, у которых кистекорневая биоморфа формируется обычно в имматурном онтгенетическом состоянии, у однолетника-монокарпика *R. sceleratus* такой габитус характерен уже для ювенильных особей. Онтогенетические состояния прегенеративного периода краткосрочны, выделяются лишь по различиям в форме листовой пластинки. Онтогенез заканчивается первым цветением и плодоношением особей. По сути полный, по терминологии Л. А. Жуковой (1995), онтогенез таких видов имеет признаки сокращенного, поскольку особи отмирают в единственном онтогенетическом состоянии генеративного периода, которое, по аналогии с многолетними видами, можно назвать только раннегенеративным. Поэтому, характеризуя онтогенез однолетников-монокарпиков, на наш взгляд, не совсем корректно выделять в пределах периода их цветения несколько онтогенетических состояний (особенно молодое, средневозрастное и старое генеративное). Разные этапы онтогенеза растений в это время можно характеризовать по соотношению процессов цветения и плодоношения главного побега, как это принято, согласно терминологии И. Г. Серебрякова (1952), для монокарпических многолетних трав и называть эти этапы так же фазами, а не онтогенетическими состояниями, как у многолетних растений.

Именно поэтому в развитии генеративных особей *R. sceleratus* мы выделяем 4 фазы: цветение, цветение-плодоношение, плодоношение, плодоношение-отмирание. Онтогенез этого растения, как и других однолетников и озимых монокарпиков, заканчивается отмиранием особи после завершения плодоношения.

На основании вышеизложенного этапы и ход онтогенеза однолетних и озимых монокарпиков считаем возможным описывать следующим образом: латентный период → прегенеративный период (ювенильное, имматурное и виргинильное онтогенетические состояния) → генеративный период (скрытогенеративное онтогенетическое состояние, генеративное с фазами: цветение, цветение-плодоношение, плодоношение, плодоношение-отмирание).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антонова И. С., Лагунова Н. Г. О модульной организации некоторых групп высших растений // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60. № 1. С. 49—59.

Байкова Е. В. Биоморфолгия шалфеев при интродукции в Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1996. 16 с.

Барыкина Р. П. Морфолого-экологические закономерности соматической эволюции в семействе лютиковых (*Ranunculaceae* Juss.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110. Вып. 3. С. 44—67.

Барыкина Р. П., Чубатова Н. В. Онтогенез лютика ядовитого (*Ranunculus sceleratus* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, 2002. Т. 3. С. 74—78.

Борисова И. В., Попова Т. А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1420—1426.

Буланый Ю. И. Таксономическая значимость некоторых морфологических признаков для систематики рода *Ranunculus* L. на примере группы *R. dissectus*: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1987. 172 с.

Буланый Ю. И., Розманова Е. В. Онтогенез и возрастные состояния *Ranunculus sceleratus* L. (*Ranunculaceae*) // Межвуз. сб. науч. тр. «Жизненные формы: онтогенез и структура». М., 1993. С. 89—94.

Буланый Ю. И., Соломаха С. П. Морфологические особенности возрастных состояний *Ranunculus sceleratus* L. // Тез. Всесоюз. совещания ботаников пед. вузов «Отражение достижений ботанической науки в учебном процессе естественных факультетов педагогических институтов». Пермь, 1983. С. 86—87.

Вишницкая О. Н., Савиных Н. П. Вахта трехлистная как сплавинообразующий гигрогелофит // Матер. первой областной науч.-практ. конф. молодежи «Экология родного края — проблемы и пути их решения». Киров, 2006а. С. 68—69.

Вишницкая О. Н., Савиных Н. П. О цветорасположении сабельника болотного — *Comarum palustre* L. // Сб. матер. Всерос. науч. школы «Актуальные проблемы регионального экологического мониторинга: научный и образовательный аспекты». Киров, 2006б. С. 28—30.

Дорохина Л. Н. Объединенные соцветия (синфлоресценции), модели побегообразования и жизненные формы полыней // Актуальные вопросы экологической морфологии растений. М., 1995. С. 110—115.

Жукова Л. А. Онтогенезы и циклы воспроизведения растений // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44. № 3. С. 361—374.

Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с.

Кузнецова Т. В., Пряхина Н. И., Яковлев Г. П. Соцветия: морфологическая классификация. СПб., 1992. 125 с.

Лебедева О. А., Лапиров А. Г. Формирование побеговой системы, цветорасположение и модульная организация *Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch // Матер. VI Всерос. школы-конф. по водным макрофитам «Гидроботаника 2005». Рыбинск, 2006. С. 294—298.

Левина Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений: обзор проблемы. М., 1981. 96 с.

Лелекова Е. В. Биоморфология водных и прибрежно-водных семенных растений северо-востока Европейской России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 2006. 19 с.

Лелекова Е. В., Савиных Н. П. Биоморфология *Sagittaria sagittifolia* L. // Матер. первой областной науч.-практ. конф. молодежи «Экология родного края — проблемы и пути их решения». Киров, 2006а. С. 56—57.

Лелекова Е. В., Савиных Н. П. Особенности побегообразования и жизненной формы *Elodea canadensis* Michx. (*Hydrocharitaceae* Juss.) // Матер. VI Всерос. школы-конф. по водным макрофитам «Гидроботаника 2005». Рыбинск, 2006б. С. 298—301.

Мальцева Т. А. Структурные особенности некоторых кистекорневых прибрежно-водных растений и их роль в сложении околоводных фитоценозов // Матер. Междунар. конф., посвященной 100-летию со дня рождения В. В. Письяуковой, «Проблемы биологии растений». СПб., 2006. С. 56—57.

Марфенин Н. Н. Концепция модульной организации в развитии // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60. № 1. С. 6—17.

Мусина Л. С. Побегообразование и становление жизненных форм некоторых розеткообразующих трав // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81. Вып. 6. С. 123—132.

Оберемок Т. А., Савиных Н. П. О строении монокарпических побегов калужницы болотной // Матер. первой областной науч.-практ. конф. молодежи «Экология родного края — проблемы и пути их решения». Киров, 2006. С. 50—51.

Османова Г. О. Морфологические особенности особей и структура ценопопуляций *Plantago lanceolata* L. Йошкар-Ола, 2007. 184 с.

Папченков В. Г., Щербаков А. В., Лапиров А. Г. Основные гидроботанические понятия и сопутствующие им термины // Матер. Школы по гидроботанике «Гидроботаника: методология, методы». Рыбинск, 2003. С. 27—38.

Пестова И. А. Модель побегообразования и жизненная форма *Caltha palustris* L. (*Ranunculaceae* Juss.) // Матер. докл. десятой молодежной конф. «Актуальные проблемы биологии и экологии». Сыктывкар, 2003. С. 167—168.

Петухова Д. Ю. Особенности биологии водокраса обыкновенного // Матер. докл. десятой молодежной конф. «Актуальные проблемы биологии и экологии». Сыктывкар, 2003. С. 168— 179.

Петухова Д. Ю., Савиных Н. П. Жизненная форма *Stratiotes aloides* L. // Матер. первой областной науч.-практ. конф. молодежи «Экология родного края — проблемы и пути их решения». Киров, 2006а. С. 53—54.

Петухова Д. Ю., Савиных Н. П. Специфика онтогенеза столонно-розеточных гидрофитов на примере *Stratiotes aloides* L. (сем. *Hydrocharitaceae*) // Вестн. Саратовского госагроуниверситета им. Н. И. Вавилова. 2007. № 1. С. 55—58.

Петухова Д. Ю., Савиных Н. П. Строение генеративных особей *Hydrocharitaceae* (Juss.) // Матер. VI Всерос. школы-конф. по водным макрофитам «Гидроботаника 2005». Рыбинск, 2006б. С. 334—336.

Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ. Йошкар-Ола, 2006. 326 с.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. 1950. С. 7—204.

Савиных Н. П. Биоморфология вероник России и сопредельных государств: Дис. ... д-ра биол. наук. М., 2000. 419 с.

Савиных Н. П. О жизненных формах водных растений // Матер. Школы по гидроботанике «Гидроботаника: материалы, методы». Рыбинск, 2003а. С. 39—48.

Савиных Н. П. Онтогенез и его особенности у водных растений // Матер. Школы по гидроботанике «Гидроботаника: методология, методы». Рыбинск, 2003б. С. 98—104.

Савиных Н. П., Лелекова Е. В. Цветорасположение у водных и прибрежно-водных растений // Матер. VI Всерос. школы-конф. по водным макрофитам «Гидроботаника 2005». Рыбинск, 2006. С. 97—105.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 391 с.

Серебрякова Т. И. Почка как этап развития побега // Тез. съезда Всесоюз. бот. о-ва. Донецк, 11—14 мая, 1983 г. Л., 1983. С. 232—233.

Серебрякова Т. И., Кагарлицкая Т. Н. Большой жизненный цикл и эволюционные отношения жизненных форм некоторых видов *Veronica* L. секции Pseudo-Lysimachium Koch // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т. 77. Вып. 6. С. 81—98.

Терёхин Э. С. Редуцированные и недифференцированные зародыши // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепция / Под ред. Т. Б. Батыгиной. СПб., 1997. Т. 2. 823 с.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7—35.

Хохряков А. П. Эволюция биоморф растений. М., 1981. 168 с.

Troll W. Die Infloreszenzen. Bd 1. Jena, 1964. 615 S.

Troll W. Praktische Einfuhrung in die Pflanzenmorphologie. Bd 1. Jena, 1954. 258 S.

SUMMARY

The development of winter and annual plants of *Ranunculus sceleratus* L. is described. Dimensional and morphological polyvariance inthe structure of terminal floral units and lateral elements of synflorescence is described in detail. The moduses of the polyvariance emergence are specified: inclusion of different number of metamers in the amplification zone; formation of serial complexes; reduction of structural inflorescence elements. The structural and functional zone of the shoot are distinguished, the set of the zones being mostly the same in different plants, and the number of metamers being peculiar. The whole or almost the whole plant of *R. sceleratus* is a synflorescence, in terms of W. Troll (1964). A new approach was applied to the description of ontogeny of annuals: characterizing ontogenetic stages, beginning with the pregenerative stage, in terms of development of the monocarpic shoot.

УДК 581.3 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 5

© С. А. Зимницкая

СТРОЕНИЕ ФЕРТИЛЬНЫХ И АБЕРРАНТНЫХ СЕМЯЗАЧАТКОВ У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *FABACEAE*

S. A. ZIMNITSKAYA. STRUCTURE PECULIARITIES OF FERTILE AND ABERRANT OVULES IN SOME *FABACEAE* SPECIES

Уральский государственный университет им. А. М. Горького,
620083 Екатеринбург, пр. Ленина, 51
E-mail: zimn@list.ru
Поступила в редакцию 27.11.2007
Окончательный вариант получен 20.10.2008

Изучено строение семязачатков у 16 видов бобовых, произрастающих на Среднем и Южном Урале, среди которых — ценные кормовые, медоносные, лекарственные, реликтовые и эндемичные виды. Проведен сравнительно-морфологический анализ фертильных и аберрантных семязачатков и дана количественная оценка нарушений в женской репродуктивной сфере. По результатам анализа выявлены 3 группы признаков строения семязачатков, которые играют важную роль в сохранении жизнеспособности или в стерилизации женского гаметофита. Ключевыми являются такие признаки, как строение зародышевого мешка, интегументов и нуцеллуса, наличие и локализация крахмальных зерен в семязачатке. Обсуждаются причины стерилизации и диагностические признаки аберрантных семязачатков.

Ключевые слова: фертильные семязачатки, аберрантные семязачатки, женский гаметофит, зародышевые мешки, *Fabaceae*.

Эффективное функционирование системы размножения вида является основой его высокой жизненности и устойчивого существования во времени и пространстве. Репродуктивные системы бобовых — традиционный объект ботанических исследований, что связано с их высокой практической значимостью. Исследование разных сторон репродуктивной биологии видов показало, что для многих представителей семейства образование семян является основным, а порой и единственным способом размножения.

В настоящее время эмбриологические процессы и семяобразование довольно подробно изучены у представителей *Trifolium* и *Amoria* (Федорчук, 1936, 1944; Povilaitis, Boyes, 1956, 1959, 1960; Hindmarsh, 1964; Rambert, 1977; Чайкина, 1957, 1960; Чубирко, 1963, 1965, 1969; Огородникова, 1989; Савина, Куприянов, 1986; Зимницкая, 1992, 2001, и др.), *Medicago* (Bingham, Hawkins-Pfeiffer, 1984; Орел, Константинова и др., 1986; Верещагина, Колясникова, 1986; Новоселова, 2000, и др.), *Faba* (Семенова, 1987; Орел, Семенова, 1989, и др.), *Trigonella* (Зимницкая, Короленко, 2001, и др.), *Astragalus* (Гамбарова, 1986; Белковская, 1987; Колясникова, Аликина, 1996; Колясникова, 2004, 2005, и др.), *Glycyrrhiza* (Архипенко, Чеботарь, 1996; Зимницкая, 2004, и др.). Показано, что процессы, связанные с развитием и функционированием женской генеративной сферы, часто являются основным, лимитирующим семяобразование фактором. Это проявляется в процессах стерилизации женского гаметофита и образовании аберрантных семязачатков и семян. Изучение и диагностика формирования аберрантных семязачатков и неполноценных семян является одной из первичных задач при исследовании репродуктивной биологии редких, исчезающих и хозяйственно-ценных видов (Шамров, 2000), что имеет прямое отношение к проблемам семеноводства сельскохозяйственных культур, интродукции перспективных и природоохранных мероприятий реликтовых и эндемичных видов бобовых.

Цель данной работы — на основании эмбриологического изучения 16 видов бобовых провести сравнительно-морфологический анализ строения семязачатков, дать оценку нарушений в женской генеративной сфере и выявить диагностические признаки аберрантных семязачатков.

Материал и методика

Объекты исследования — 16 видов бобовых, произрастающих или интродуцированных на Среднем и Южном Урале, среди которых ценные кормовые, медоносные, лекарственные или нуждающиеся в охране виды: *Amoria repens* (L.) C. Presl. (клевер ползучий), *A. montana* (L.) Sojak. (клевер горный), *Astragalus cornutus* Pall. (астрагал рогоплодный), *A. karelinianus* M. Pop. (астрагал карелинский), *A. wolgensis* Bunge (астрагал волжский), *Chrysaspis spadicea* (L.) Greene (клевер каштановый), *Glycyrrhiza glabra* L. (солодка голая), *G. korshinskyi* Grig. (солодка Коржинского), *G. uralensis* Fisch. (солодка уральская), *Melilotoides platycarpos* (L.) Sojak (пажитник плоскоплодный), *Trifolium arvense* L. (клевер пашенный), *T. pannonicum* Jack. (клевер паннонский), *T. pratense* L. (клевер луговой), *T. trichocephalum* Bieb. (клевер волосистоголовый), *Trigonella caerulea* (L.) Ser. (пажитник голубой), *T. foenum-graecum* L. (пажитник греческий).

Цветки для исследования фиксировали в фиксаторе Карнуа. Семязачатки и зародышевые мешки исследовали на временных препаратах под световым микроскопом. Завязи обрабатывали этиловым эфиром салициловой кислоты для просветления и мацерации (Отбор.., 1986). Препарирование завязей и семязачатков после обработки этилсалицилатом проводили остро заточенными препаровальными иглами в капле дистиллированной воды под микроскопом МБС-10.

На выделенных зародышевых мешках проводили гистохимические реакции: раствором цинк-хлор-йод — на химический состав оболочки зародышевого мешка и наличие кутикулы, раствором йода в йодистом калии определяли крахмал в тканях семязачатка и зародышевого мешка (Дженсен, 1965). Математическую обработку данных проводили с помощью пакета прикладных программ Statistica 6.0.

Результаты и обсуждение

Исследованные виды бобовых имеют апокарпный гинецей, в завязи которого закладывается разное число семязачатков: у видов *Trifolium, Chrysaspis, Amoria montana* и *Trigonella caerulea* — 2 (в единичных случаях было отмечено 1, 3, 4), *A. repens* — 2—6 (чаще 3—5), видов *Glycyrrhiza* — 6—9, *Melilotoides platycarpos* — 5—13, *Trigonella foenum-graecum* и *Astragalus cornutus* — 16—25, *A. karelinianus* — 7—25, *A. wolgensis* — 21—35. Семязачатки орто- или ана-кампилотропные, двупокровные, по мере развития изгибаются к верхушке завязи. Наружный интегумент многослойный. У многих видов он состоит из 10—12 слоев, однако у видов *Trifolium* содержит до 20 слоев клеток. Внутренний интегумент образован 3—5 слоями, с внутренней стороны покрыт кутикулярной пленкой. Микропиле образовано обоими интегументами. Нуцеллус представлен однослойной эпидермой, 2 слоями париетальной ткани в микропилярной части, 2—4 слоями — в латеральной части и сильно развитой базальной частью. Клетки нуцеллярного эпидермиса со стороны микропиле делятся периклинально и образуют нуцеллярный колпачок. У видов *Trifolium* в базальной части формируется колонковидный подиум, у *A. karelinianus* базальная часть имеет вид многослойного постамента. В основании нуцеллуса располагается 2—3-слойная гипостаза. Наличие в семязачатке до оплодотворения в разной степени развитых нуцеллярных структур — эпидермы, развитой париетальной ткани, нуцеллярного колпачка, постамента — констатируется и для других видов бобовых (Боумен, 1990; Камелина и др., 1991). Таким образом, в нуцеллусе бобовых топографически выявляются все основные области, что служит признаком крассинуцеллятности (Шамров,1999), и разные авторы описывают семязачаток бобовых как крассинуцеллятный (Поддубная-Арнольди, 1982; Сравнительная.., 1985). Однако по мере созревания семязачатка происходит постепенное разрушение клеток нуцеллуса. Быстрее всего разрушается париетальная ткань в микропилярной части, несколько дольше сохраняется нуцеллярный колпачок, происходит разрушение эпидермы в латеральной зоне, клетки подиума частично лизируются в месте контакта с зародышевым мешком. К моменту оплодотворения в семязачатке присутствуют только базальная часть нуцеллуса и частично эпидерма в латеральной части. Гипостаза сохраняется в семязачатках и после оплодотворения. Интенсивное разрушение нуцеллярных тканей во время развития зародышевого мешка до оплодотворения является признаком семязачатка медионуцеллятного типа (Шамров, 1999, 2002).

Развитие зародышевого мешка соответствует Polygonum-типу. Зародышевый мешок сильно вакуолизирован. Антиподы формируются в халазальном конце или несколько латерально. У большинства изученных видов антиподы дегенерируют вскоре после цитокинеза и в зрелом зародышевом мешке отсутствуют. Элементы яйцевого аппарата сосредоточены в микропилярной части. Непосредственно к микропиле примыкают две синергиды почти треугольной или грушевидной формы, ядра в которых находятся на апикальном конце, а нижняя часть клеток вакуолизирована. Яйцеклетка округлая, с большим ядром, которое расположено или в центральной части клетки, или приближено к апикальной части. Расположение полярных ядер относительно яйцевого аппарата может изменяться, но, как правило, они располагаются в апикальной части центральной клетки, вблизи яйцевого аппарата. Слияние полярных ядер происходит до оплодотворения.

Характерной чертой зрелого семязачатка является наличие крахмала. У видов *Trifolium, Chrysaspis, Amoria* крахмал сосредоточен в клетках нуцеллуса и особенно в нуцеллярном колпачке. У видов *Trigonella* и *Melilotoides* крахмальные зерна заполняют зародышевый мешок, главным образом его центральную и халазальную часть. У видов *Glycyrrhiza* крупные крахмальные зерна обнаруживаются как в зародышевом мешке, так и в окружающих тканях семязачатка. У *Astragalus* крупные крахмальные зерна заполняют зародышевый мешок, нуцеллус и микропилярную часть интегументов. Бóльшая часть интегументов заполнена мелкими крахмальными зернами.

Фертильный зрелый зародышевый мешок сильно вытянут в длину, имеет расширенную халазальную часть, суженную центральную и более или менее округлую микропилярную части. Жизнеспособность женского гаметофита сохраняется в течение нескольких дней, при этом зародышевые мешки функциональны уже до распускания цветка, так как при искусственном опылении внутри бутона происходит оплодотворение и образование семян. В условиях Среднего Урала фертильность семязачатков без оплодотворения сохраняется после распускания цветка у *Trifolium arvense* — 2—3 сут, *T. trichocephalum* — 3—4, *T. pratense* и *T. pannonicum* — 5—7, *Amoria montana* — 4—5, *Melilotoides platycarpos* — 6—7, *Trigonella caerulea* — 3—6 и *T. foenum-graecum* — 3—5 сут. По данным А. Н. Пономарева (1978), длительность жизни цветка *Astragalus cornutus* составляет около 2 сут, а в Троицкой лесостепи — 1 сут. В случае отсутствия опыления в семязачатках появляются признаки дегенерации: снижается тургор тканей, семязачатки уменьшаются в размерах. В неопыленных стареющих семязачатках происходит полный лизис нуцеллярных тканей, в том числе и в халазальной части. Среди изученных видов выделяются быстро теряющие жизнеспособность семязачатки *T. trichocephalum*, *T. arvense* и *A. cornutus*. Для энтомофильных видов длительное цветение и сохранение жизнеспособности семязачатков являются необходимым условием нормального функционирования системы семенного размножения. Короткое цветение *T. trichocephalum* (кавказско-переднеазиатского эндемика, компонента субальпийских лугов) является эволюционно закрепленным приспособлением к развитию в высокогорных условиях, которое сохраняется и в условиях интродукции. Для *A. cornutus* короткий срок сохранения жизнеспособности цветка (как и относительно короткий срок цветения соцветия — 3—4 дня; Белковская, 1984) наряду со слабой конкурентной способностью этого вида являются показателями низкой эффективности его системы размножения. В случае с *T. arvense* это обстоятельство, по-видимому, компенсируется сложной системой опыления (Зимницкая, 2006).

При микроскопическом анализе цветков из разных частей соцветия была обнаружена асинхронность в развитии женского гаметофита. У видов с укороченной главной осью соцветия (кроме *T. arvense*) она была выражена слабо. У видов с удлиненной осью соцветия и у *T. arvense* в пределах одного соцветия одновременно присутствуют зародышевые мешки на разных стадиях развития.

Анализ строения семязачатков из окрашенных бутонов, зафиксированных перед началом цветения, выявил высокую изменчивость в их строении. У каждого вида описано до двадцати вариантов строения женского гаметофита и окружающих тканей семязачатка. Такое разнообразие является результатом наличия разных стадий развития и функционального состояния фертильных и аберрантных семязачатков (см. таблицу). Каждый вариант семязачатка включает морфологическое описание состояния нуцеллярных тканей, интегументов, распределения крахмала. Основным признаком в описании варианта является морфологическая оценка состояния зародышевого мешка. Нормальный зародышевый мешок в зрелом семязачатке 5- или 7-клеточный (*Astragalus karelinianus*), при этом клетки яйцевого аппарата имеют вышеописанную характерную форму и расположение, центральная клетка одно- или двуядерная, отсутствуют признаки дегенерации элементов.

С целью выявления степени взаимосвязи между основными признаками и процессами стерилизации, идентификации фертильных и стерильных семязачатков был проведен математический анализ полученных данных. В корреляционном и факторном анализе по методу главной компоненты растения характеризовались через частоту встречаемости у них семязачатков разных вариантов строения, а также через показатели семенной продуктивности. Как и следовало ожидать, показатели высокой семенной продуктивности положительно коррелировали с теми вариантами строения семязачатков, зародышевые мешки в которых морфологически соответствовали норме ($r > 0.7$). Величина факторных нагрузок как например для *Melilotoides platycarpos* (см. таблицу), так и для других изученных видов позволила интерпретировать гипотетический первый фактор, извлекающий максимум дисперсии из матрицы корреляций, как соответствующий высокому уровню семенной продуктивности.

По результатам анализа выявляются три группы признаков, связанных со структурой зародышевого мешка, состоянием тканей семязачатка, окружающих зароды-

Факторные нагрузки признаков состояния женского гаметофита к моменту цветения у *Melilotoides platycarpos*

Признак	Фактор 1	Фактор 2
Реальная семенная продуктивность	0.928	−0.206
Число семязачатков		
с 5-клеточным зародышевым мешком, заполненным крахмалом	0.934	−0.285
с 5-клеточным зародышевым мешком, заполненным крахмалом, и с нелизированными нуцеллярными тканями	0.863	0.320
с аномальной структурой зародышевого мешка, заполненного крахмалом	0.659	−0.267
с зародышевыми мешками, заполненными крахмалом, и с дополнительными ядрами	0.015	−0.372
7-клеточными зародышевыми мешками, заполненными крахмалом	0.116	−0.325
с зародышевыми мешками, заполненными крахмалом, и с недифференцированными ядрами	0.213	−0.784
5-клеточными зародышевыми мешками без крахмала	−0.360	0.922
5-клеточным зародышевым мешком, без крахмала и с нелизированными нуцеллярными тканями	−0.195	−0.067
с аномальной структурой зародышевого мешка без крахмала	0.459	0.149
7-клеточными зародышевыми мешками без крахмала	−0.422	0.858
с зародышевыми мешками без крахмала и с недифференцированными ядрами	0.038	0.967

шевый мешок, и локализацией крахмальных зерен в семязачатке. По последней группе признаков изученные виды были распределены на две группы: с зародышевыми мешками, которые в норме заполнены крупными крахмальными зернами (виды *Trigonella, Melilotoides, Glycyrrhiza, Astragalus*), и с зародышевыми мешками, в норме не содержащими крахмал (виды *Trifolium, Chrysaspis, Amoria*). Для первой группы видов факторный анализ выявил, что высокие положительные значения по первому фактору имели те варианты строения семязачатков, зародышевые мешки в которых были заполнены крахмалом и имели нормальное строение. При микроскопическом анализе было определено, что бóльшая часть зародышевых мешков, заполненных крахмалом, имеет нормальную структуру, при этом центральная клетка может содержать как полярные ядра, так и вторичное ядро. Такие зародышевые мешки окружены почти дегенерированными нуцеллярными тканями или же имеют вполне развитые нуцеллярную эпидерму и нуцеллярный колпачок, эпидермальные клетки в области микропиле имеют каллозные утолщения клеточных оболочек. Только в единичных случаях зародышевые мешки, содержащие крахмал, имели аномальную структуру. Крахмала в центральной клетке зародышевого мешка, как правило, не имели семязачатки с признаками дегенерации яйцеклетки, синергид или полярных ядер в центральной клетке, с присутствием дополнительных ядер или маленькими размерами зародышевого мешка. Небольшая часть семязачатков этой группы содержала зародышевые мешки с недифференцированными клетками или нуцеллус без зародышевого мешка.

Таким образом, у видов *Trigonella, Melilotoides, Glycyrrhiza, Astragalus* семязачатки с зародышевыми мешками, заполненными крахмалом, должны идентифицироваться как фертильные, а семязачатки без крахмала в центральной клетке зародышевого мешка — как аберрантные, по-видимому, вследствие нарушения транспорта метаболитов и накопления запасных питательных веществ (Шамров, 2005). Отсутствие крахмала в зародышевом мешке или присутствие в нем мелких крахмальных зерен является признаком стерилизации также для видов *Medicago* (Орел, Казачковская, 1989).

Вторая группа признаков связана с состоянием тканей семязачатка. У всех изученных видов к моменту оплодотворения идет дегенерация нуцеллярных тканей. Нуцеллярные структуры в различных состояниях (от полной дегенерации до отсутствия каких-либо ее признаков) присутствуют как в аберрантных, так и в фертильных семязачатках. Однако в большинстве случаев зрелые зародышевые мешки были свободны от нуцеллуса, по крайней мере, в микропилярной части. По мнению G. Hindmarsh (1964), нуцеллярный колпачок должен дегенерировать до оплодотворения, аномальное отсутствие лизиса эпидермы и гиподермальных клеток нуцеллуса описано также у видов *Medicago* и *Faba* (Орел, Семенова, 1989; Орел, Казачковская, 1989). Тем не менее для большинства видов, кроме *Trifolium trichocephalum* и *Astragalus cornutus*, факторный анализ не выявил существенного влияния состояния нуцеллярных структур на фертильность женского гаметофита. У этих двух видов, напротив, выявлена сильная отрицательная связь между признаками семенной продуктивности и состоянием нуцеллярных тканей ($r = -0.68$, $r = -0.70$ соответственно). Сильная положительная корреляция проявляется между числом образованных семян и зародышевыми мешками без нуцеллуса ($r = 0.78$, $r = 0.80$ соответственно). Связано это с тем, что нуцеллярный колпачок у бобовых с утолщенными каллозными оболочками является преградой для пыльцевой трубки. В норме клетки нуцеллярного колпачка лизируются, формируя проход для пыльцевой трубки. Для *T. trichocephalum* и *A. cornutus* задержка в дегенерации нуцеллярных структур имеет существенное значение, по-видимому, из-за короткого срока сохранения жизнеспособности семязачатка. В долгоживущих цветках дегенерация апикальной части нуцеллуса успевает завершиться. По-видимому, следует рассматривать задержку в процессах дегенерации нуцеллярных тканей у этих видов как показатель неблагополучного состояния женского гаметофита и потенциальной возможности его стерилизации из-за отсутствия оплодотворения.

У *Astragalus karelinianus*, *A. wolgensis* и *Trifolium trichocephalum* обнаружена аномалия семязачатков, связанная с процессом формирования микропиле и недоразвитием интегументов. Подобная мутация обнаружена ранее у видов *Medicago* (Bingham, Hawkins-Pfeiffer, 1984). Морфологически это явление можно определить у *T. trichocephalum* как расширенное микропиле, а у *A. karelinianus*, *A. wolgensis* — как недоразвитые интегументы. В обоих случаях микропилярная часть зародышевого мешка оказывается незащищенной покровными тканями семязачатка. Исследование таких зародышевых мешков показало, что бóльшая их часть имела какие-либо нарушения в структуре и являлась стерильной.

У видов *Glycyrrhiza* и *Astragalus karelinianus* обнаружено изменение формы семязачатка. Для изученных видов в норме характерен орто-кампилотропный семязачаток, однако у указанных видов встречаются и ана-кампилотропные семязачатки. Подобное изменение было описано ранее у *G. glabra* (Архипенко, Чеботарь, 1996), причем ана-кампилотропные семязачатки располагались только в центральной части завязи. По данным Р. К. Гамбаровой (1986), у разных видов *Astragalus* имеются ана-кампилотропные и ортотропные семязачатки. Изменение морфотипа семязачатка является признаком аберрантности (Шамров, 2005). У изученных нами видов зародышевые мешки в ана-кампилотропных семязачатках имели очень маленькие размеры по сравнению с орто-кампилотропными.

Третья группа признаков описывает состояние зародышевого мешка, изменчивость в структуре которого сводится к следующим вариантам.

1. Дегенерация элементов яйцевого аппарата и центральной клетки, в том числе разрушение яйцеклетки, синергид или в целом яйцевого аппарата; одновременная дегенерация яйцевого аппарата и полярных ядер. Как исключение встречается дегенерация полярных ядер при нормально развитом яйцевом аппарате. Дегенерация яйцеклетки выражается в уменьшении ее размеров, изменяется положение относительно синергид, она приближается к оболочке зародышевого мешка, усиливается вакуолизация цитоплазмы. В отдельных случаях изменяется положение всего яйцевого аппарата относительно микропиле и центральной клетки. Изменяется форма синергид, еще до опыления одна или две синергиды разрушаются. При дегенерации центральной клетки также происходит изменение ее структуры, изменяются форма и размеры полярных ядер, полярные ядра имеют разные размеры. Все эти случаи представляются нам отдельными фрагментами единого процесса, приводящего к стерилизации женского гаметофита.

2. Отсутствие зародышевого мешка в нуцеллусе, по-видимому, в результате дегенерации спорогенных клеток на ранних стадиях развития.

3. Остановка в развитии зародышевого мешка. Зародышевые мешки такого типа значительно меньших размеров, чем фертильные, и имеют дегенерирующие элементы. Признаки лизиса нуцеллярных тканей отсутствуют. Одно из первых описаний явления частичной стерильности женского гаметофита у бобовых принадлежит J. Martin (1914), который не обнаружил у *Trifolium pratense* зрелый зародышевый мешок в семязачатке с развитыми нуцеллярными тканями. Позднее подобные наблюдения были сделаны и другими авторами (Федорчук, 1936; Povilaitis, Boyes, 1956; Орел, Семенова, 1989).

4. Отсутствие дифференциации элементов яйцевого аппарата и центральной клетки. Элементы зародышевого мешка представлены 3 или 4 клетками, не имеющими характерных для яйцеклетки синергид и центральной клетки формы и расположения относительно друг друга.

5. Наличие в полости зародышевого мешка дополнительных ядер. При этом основные элементы могут как соответствовать норме, так и проявлять признаки дегенерации. Изменение числа ядер в зародышевом мешке отмечают также Н. Л. Колясникова, Е. Н. Аликина (1996) у *Astragalus kungurensis* и *A. helmii.*

6. Наряду с нормально расположенными в полости семязачатка зародышевыми мешками в единичных случаях имеются дополнительные зародышевые мешки маленького размера, которые располагаются на уровне интегументов. В таких зародышевых мешках сформированы основные элементы, но, как правило, с некоторыми аномалиями. Случаи полиэмбрионии описаны у разных видов бобовых, но широко в этом семействе не распространены (Поддубная-Арнольди, 1982).

7. Для большинства изученных видов признаком аномального строения зародышевого мешка являлось наличие антипод. Как правило, антиподы эфемерны и в зрелом зародышевом мешке не присутствуют. Однако исследование *Astragalus karelinianus* показало, что антиподы сохраняются в зрелом зародышевом мешке в норме. Для этого вида признаком аберрантности является отсутствие антипод. В литературе также есть описания видов бобовых, у которых антиподы сохраняются в зрелом зародышевом мешке, например *Sphaerophysa salsula* (Камелина и др., 1991).

Таким образом, среди данных вариантов строения семязачатков четко прослеживаются три группы признаков, связанных, во-первых, со структурой зародышевого мешка, во-вторых, с состоянием тканей, окружающих зародышевый мешок, и, в-третьих, с наличием и локализацией крахмальных зерен в семязачатке. Взаимосвязь этих признаков в различных вариантах, по-видимому, и определяет жизнеспособность женского гаметофита. Проведенный количественный анализ позволил определить, что доля аберрантных семязачатков составляет в среднем: *Trifolium trichocephalum* — 46 %, *T. pannonicum* и *T. pratense* — 44, *T. arvense* — 79, *Amoria repens* — 25, *A. montana* — 58, *Chrysaspis spadicea* — 50, *Astragalus cornutus* — 64, *A. wolgensis* — 58, *A. karelinianus* — 82, *Glycyrrhiza glabra* — 52, *G. uralensis* — 21, *G. korshinskyi* — 33, *Melilotoides platycarpos* — 16, *Trigonella caerulea* — 18, *T. foenum-graecum* — 50 %. Уровень стерилизации семязачатков отдельных особей из культурных и дикорастущих популяций изменяется в крайне широких пределах.

Известно, что в соответствии с репродуктивной стратегией вида на растении закладывается определенное количество семязачатков, часть из которых развивается в полноценные семена. Разрыв между показателями потенциальной и реальной семенной продуктивности существует обязательно и связан со способностью растения обеспечить развивающиеся семена питательными веществами. С одной стороны, показатели семенной продуктивности видоспецифичны и наследственно закреплены, с другой — зависят от состояния окружающей среды, целого комплекса абиотических и биотических факторов, влияющих на развитие особи.

Благодарности

Работа выполнена при частичной поддержке грантов Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-00768 и проект РФФИ-Урал № 07-04-96111).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Архипенко М. Г., Чеботарь А. А. О развитии репродуктивной сферы солодки голой (*Glycyrrhiza glabra* L.) // Проблемы репродуктивной биологии растений. Тез. докл. симп. Пермь, 1996. С. 38—39.

Белковская Т. П. К антэкологии некоторых реликтовых и эндемичных видов астрагалов Кунгурской лесостепи // Экология опыления. Межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1984. С. 34—38.

Боумен Ф. Семяпочка / Эмбриология растений: Использование в генетике, селекции, биотехнологии. М., 1990. Т. 1. С. 147—183.

Верещагина В. А., Колясникова Н. Л. Эмбриология некоторых многолетних видов люцерны (*Medicago, Fabaceae*) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 5. С. 604—614.

Дженсен У. Ботаническая гистохимия. М., 1965. 377 с.

Зимницкая С. А. Эмбриологические особенности *Trifolium trichocephalum* Bieb. и *Trifolium pannonicum* Jack. при интродукции на Среднем Урале в связи с низкой семенной продуктивностью: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1992. 20 с.

Зимницкая С. А. Итоги эмбриологического изучения клевера паннонского и клевера волосистоголового при интродукции на Среднем Урале // Итоги интродукции и селекции травянистых растений на Урале. Екатеринбург, 2001. С. 177—187.

Зимницкая С. А., Короленко Е. А. О репродуктивной биологии *Trigonella platycarpos* L. // Итоги интродукции и селекции травянистых растений на Урале. Екатеринбург, 2001. С. 188—196.

Зимницкая С. А. Состояние репродуктивной системы популяций видов рода *Glycyrrhiza* L. // Проблемы сохранения разнообразия растительного покрова Внутренней Азии. Матер. Всерос. науч. конф. Улан-Удэ, 2004. С. 51—53.

Зимницкая С. А. Адаптивное значение системы опыления однолетних видов клевера // Популяционный семинар. Тез. докл. Уфа, 2006. С. 126—128.

Колясникова Е. Л., Аликина Е. Н. К эмбриологии астрагала Гельма и астрагала кунгурского // Проблемы репродуктивной биологии растений. Тез. докл. симпозиума. Пермь, 1996. С. 115—117.

Колясникова Н. Л. Репродуктивная биология некоторых многолетних видов *Astragalus (Fabaceae)* // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 5. С. 70—77.

Колясникова Н. Л. Репродуктивная биология культивируемых и дикорастущих бобовых трав в связи с низкой семенной продуктивностью: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Пермь, 2005. 50 с.

Новоселова Л. В. Генетические ресурсы и репродуктивная биология однолетних видов рода Люцерна (*Medicago* L., *Fabaceae*): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Пермь, 2005. 46 с.

Огородникова В. Ф. Морфология семяпочек и зародышевых мешков клевера лугового (*Trifolium pratense* L.) // Сб. науч. тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л., 1989. Т. 124. С. 14—18.

Орел Л. И., Казачковская Е. Б. Эмбриологические особенности цветков разного возраста у люцерны // Сб. науч. трудов по прикл. бот., ген. и сел. Л., 1989. Т. 124. С. 25—30.

Орел Л. И., Семенова Е. В. Эмбриологические особенности опавших и развивающихся завязей *Faba bona* (*Fabaceae*) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 4. С. 467—474.

Отбор растений люцерны с высокой плодовитостью завязей / Л. И. Орел, Л. Н. Константинова, В. Ф. Огородникова и др. Л., 1986. 35 с.

Пономарев А. Н., Демьянова Е. И., Лыков В. А. К антэкологии некоторых бобовых луговой и разнотравно-ковыльной степи // Экология опыления. Межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1978. С. 23—30.

Савина Т. А., Куприянов П. Г. Состояние зародышевых мешков у клевера сходного из Абхазии // Гаметогенез, оплодотворение и эмбриогенез семенных растений, папоротников и мхов. Сб. науч. тр. Кишинев, 1986. С. 112.

Семенова Е. В. Способ опыления и семенная продуктивность кормовых бобов // Бюл. ВИР. Л., 1987. Вып. 170. С. 26—30.

Сравнительная эмбриология цветковых растений / Под ред. М. С. Яковлева. Л., 1985. 275 с.

Федорчук В. Ф. Изучение времени стерилизации цветков у красного клевера // Селекция и семеноводство. 1936. № 3. С. 23—29.

Федорчук В. Ф. Развитие и строение семяпочек и семян у красного клевера // Тр. ТСХА. М., 1944. Вып. 25. С. 13—15.

Чайкина К. В. Эмбриологическое изучение нового вида клевера *Trifolium apertum*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1957. 15 с.

Чайкина К. В. Цитоэмбриологическое изучение открытозевого клевера // Сообщ. МО ВБО. 1960. Вып. 1. С. 16—19.

Чубирко М. М. Макроспорогенез та розвиток жіночого гаметофиту конюшини ползучоі (*Trifolium repens*) // Тр. науч. конф. Ужгородского гос. ун-та. Сер. биол. 1963. № 6. С. 20—23.

Чубирко М. М. Эмбриологическое исследование некоторых кормовых бобовых: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ужгород, 1964. 16 с.

Чубирко М. М. Формирование семян клевера ползучего // Сб. науч. тр. Вопросы охраны природы Карпат. Ужгород, 1969. С. 58—59.

Шамров И. И. Семязачаток как основа семенного воспроизведения цветковых растений: классификация структур // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 10. С. 1—35.

Шамров И. И. Аберрантные семязачатки и семена: строение и диагностика / Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 2000. Т. 3. С. 272—279.

Шамров И. И. Нуцеллус семязачатка: происхождение, дифференциация, структура и функции // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 10. С. 1—30.

Шамров И. И. Транспорт метаболитов и возможные причины образования аберрантных семязачатков // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 11. С. 1651—1673.

Bingham E. T., Hawkins-Pfeiffer J. Femail sterility in alfa-alfa due to a recessive trate retarding integument development // J. Heredity. 1984. Vol. 75. N 3. P. 231—233.

Hindmarsh G. J. Gametophyte development in *Trifolium pratense* L. // Austr. J. Bot. 1964. Vol. 12. N 1. P. 1—14.

Martin J. N. Comparative morphology of some *Leguminosae* // Bot. Gaz. 1914. Vol. 58. P. 154—167.

Povilaitis B., Boyes J. W. A study of fertility in diploid Dollard red clover // Can. J. Agr. Sci. 1956. Vol. 36. P. 59—71.

Povilaitis B., Boyes J. W. Embryo-sac production in relation to seed yield of diploid Dollard clover // Can. J. Agr. Sci. 1959. Vol. 39. P. 364—374.

Povilaitis B., Boyes J. W. Ovule development in diploid red clover // Can. J. Bot. 1960. Vol. 38. P. 507—532.

Rambert D. A. Ovule ontogeny, megasporogenesis and early gametogenesis in *Trifolium repens (Papilionaceae)* // Amer. J. Bot. 1977. Vol. 64. P. 483—488.

SUMMARY

The ovule structure was studied in 16 species of *Fabaceae* occurring in the Middle and South Urals. A comparative morphological analysis of fertile and aberrant ovules was made, quantitative estimation of disturbancies in the female reproductive system has been given. Three groups of ovule features were distinguished, playing a key role in the maintenance of the ovule vitality or in the female gametophyte sterilization. Key features are as follows: the features of the embryo sac structure, integuments and nucellar tissues state, presence and locality of starch grains in the ovule. The causes of sterilization and diagnostic features of aberrant ovules are discussed.

УДК 582.475 : 581.162.41 : 577.112.3 : 577.114 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 5

© Е. В. Бажина

ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ И БИОХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ПЫЛЬЦЫ *ABIES SIBIRICA* (*PINACEAE*) В СРЕДНЕГОРЬЕ ВОСТОЧНОГО САЯНА

E. V. BAZHINA. VITALITY AND BIOCHEMICAL CONTENTS OF *ABIES SIBIRICA* (*PINACEAE*) POLLEN IN THE MIDDLE MOUNTAINS OF THE EASTERN SAYAN

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок
Факс (3912) 433686
E-mail: genetics@ksc.krasn.ru
Поступила 29.04.2008
Окончательный вариант получен 24.06.2008

Исследовали жизнеспособность и содержание свободных аминокислот, углеводов и фенольных соединений в пыльце деревьев *Abies sibirica* в лесных экосистемах заповедника «Столбы» (Восточный Саян). Установлены низкое содержание углеводов и относительно высокий уровень свободных аминокислот. Факторы среды обитания изменяют жизнеспособность и состав пыльцы пихты.

Ключевые слова: *Abies sibirica*, пыльца, жизнеспособность, свободные аминокислоты, углеводы, фенольные соединения.

В последние годы в связи с проблемой усыхания пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в горах Южной Сибири интенсивно проводятся исследования ее пыльцы. Установлено, что пыльца усыхающих деревьев отличается меньшими размерами и жизнеспособностью, слабой активностью фитогормонов и увеличенной ингибирующей активностью фенольных соединений (Третьякова, Бажина, 1994, 1999; Третьякова и др., 2003; Бажина, Третьякова, 2001). Биохимический состав пыльцы пихты сибирской и изменения его у деревьев разного состояния практически не изучены.

Пыльца хвойных растений характеризуется большим разнообразием химических соединений, таких как углеводы, жиры, белки, аминокислоты, фитогормоны (Размологов, Цингер, 1972; Stanley, Linskens, 1974; Минина, Ларионова, 1979; Некрасова, 1983; Pollen physiology.., 1992; Almeida-Muradian et al., 2005). Состав пыльцы изменяется в зависимости от видовой принадлежности, состояния деревьев, их генетической разнокачественности, экологических и метеорологических условий произрастания (Луцкевич, 1973; Hak, Russel, 2004; Knight et al., 2005; Тараканов и др., 2007, и др.). Изменения в составе пыльцы отражаются на ее функциональных свойствах. Пыльца, содержащая большое количество окислительных ферментов, а также физиологически активных и питательных веществ, характеризуется лучшей жизнеспособностью, так как на первых этапах ее прорастание происходит главным образом за счет собственных веществ, а затем используются запасные вещества среды, на которой она растет (Поддубная-Арнольди, 1964; Резникова, 1984; Эмбриология.., 1994). Установлено, что пыльца с повышенным содержанием углеводов отличается более высокой жизнеспособностью (Stanley, 1962; Некрасова, 1983; Третьякова, Носкова, 2004). Выявлено также (Stanley, 1962; Размологов, Цингер, 1972), что скорость образования пыльцевой трубки у хвойных отрицательно коррелирует с содержанием аминокислот.

В связи с изменениями жизнеспособности пыльцы у усыхающих деревьев пихты сибирской представляет интерес изучение содержания в ней запасных углеводов, а также аминокислотного состава (Кретович, 1974; Резникова, 1984; Эмбриология.., 1994). Крайне важным является проведение исследований по содержанию фенольных соединений, накопление которых рассматривается как неспецифическая реакция растений на стресс (Биохимические.., 1997; Фуксман, 1999; Beart et al., 1985; Pont et al., 1991).

Цель настоящего исследования — изучение общего содержания углеводов, свободных аминокислот и фенольных соединений в пыльце деревьев пихты сибирской, растущих в различных экологических условиях, в связи с различиями в ее жизнеспособности.

Материал и методика

Материалом для исследования явилась пыльца деревьев пихты сибирской, растущих в лесных экосистемах заповедника «Столбы» (отроги Восточного Саяна). Заповедник «Столбы» расположен на юго-западной окраине крупного промышленного центра — г. Красноярска. Ежегодный выброс поллютантов в атмосферу Красноярска составляет более 200 тыс. тонн (Государственный.., 2005). В выбросах присутствует большое количество пыли и газообразных загрязнителей (диоксид серы, аммиак, сероводород, окислы азота, фтористые соединения, фенол, хлористый водород, формальдегид). Влиянию техногенного фактора подвергаются не только город, но и пригородная зона в радиусе 40 км (Скрипальщикова и др., 2002). Однако на 64.6 %

территории заповедника уровень загрязнения не превышает околофоновых значений (Степень и др., 1996; Коловский, Бучельников, 2001). Уровень загрязнения превышен лишь в северной его части, прилегающей к городу.

Сбор пыльцы проводился в период пыления (табл. 1) на постоянных пробных площадях (п/п) со здоровых деревьев пихты сибирской, растущих в центральной части заповедника (долина р. Лалетина, п/п № 1), а также со здоровых и усыхающих деревьев, растущих в его северной части (верховья р. Калтат, п/п № 2). Для определения жизнеспособности пыльца проращивалась в капле раствора 15%-й сахарозы при температуре 26 °С. После 7-дневной инкубации учитывались число проросших пыльцевых зерен (%) и длина пыльцевых трубок (мкм). Определялись также размеры пыльцевых зерен (длина и высота тела пыльцевого зерна, длина и высота воздушных мешков). Измерения проводились на микроскопе МБИ-6.

Для определения биохимического состава пыльцу фиксировали в 96%-м кипящем этаноле в течение 10 мин, затем проводили исчерпывающую экстракцию 70%-м этанолом, после чего экстракт выпаривали. Затем проводили полную экстракцию дистиллированной водой и хлороформом в соотношении 1 : 3. В делительной воронке полученную смесь встряхивали и оставляли на 24 ч. Примеси белков и пигментов удаляли, очищенный водный экстракт разделяли на колонке с катионитом КУ-2 на углеводную и аминокислотную фракцию. Углеводы смывали дистиллированной водой (70—150 мл в течение 30 мин), а аминокислоты последовательно элюировали 70—80 мл 2N аммиаком, 60 мл 4N аммиаком и 100 мл дистиллированной водой со скоростью 1—2 капли в секунду (Успенская, Кретович, 1962). Полученный раствор, содержащий аминокислоты, выпаривали на водяной бане при температуре 60 °С. Качественный состав и количество свободных аминокислот определяли при помощи аминокислотного анализатора ААА 339, а сумма растворимых углеводов — ускоренным полумикрометодом определения сахаров (Плешков, 1976). Для определения фенольных соединений проводили полную экстракцию дистиллированной водой, а затем нерастворимые вещества удаляли центрифугированием при 5000 g в течение 10 мин. Количественное определение проводили колориметрическим методом с использованием реактива Фолина-Дениса (Александрова, Осипов, 1985). Содержание веществ рассчитывали в мг на г абсолютно сухой ткани. Анализ результатов проводился с использованием пакета Excel-2000.

ТАБЛИЦА 1

Характеристика опытных деревьев и пробных площадей

№ п/п	Расположение п/п	Высота над ур. м., м	Тип леса	Среднемноголетний суммарный вес токсикантов (F, Cl, Zn, Al, Sr, Mn, Ni, Cu) в зимних осадках, мл/л*	Характеристика деревьев	
					средний возраст модельных деревьев, лет	состояние деревьев
1	Долина р. Лалетина, 25 км на запад от г. Красноярска	520	Пихтарник разнотравный	0.83 ± 0.137	149 ± 2.6	Здоровые
2	Верховья р. Калтат, 15 км на юго-запад от г. Красноярска	660	Пихтарник разнотравно-зеленомошно-вейниковый	0.93 ± 0.106	149 ± 22.6	Здоровые и усыхающие

Примечание. * — по данным летописей природы ГПЗ «Столбы» 1994—2000.

Результаты и обсуждение

Жизнеспособность пыльцы. Прорастание пыльцы у деревьев пихты сибирской, растущих на п/п № 1, удовлетворительное (табл. 2). У разных деревьев оно варьировало от 16.3 до 92.6 % (в среднем составляло 67.7 %). Длина пыльцевых трубок изменялась от 50.2 до 185.0 мкм и в среднем составила 108.1 мкм. Жизнеспособность пыльцы деревьев, растущих на п/п № 2, резко снижается, особенно у усыхающих деревьев. Число проросших пыльцевых зерен здесь варьировало от 19.8 до 48.4 % у здоровых деревьев (в среднем 34.4 %) и от 14.3 до 47.8 % (в среднем 25.6 %) у усыхающих. Таким образом, средние значения этого показателя снижались более чем в 2 раза. В то же время уровень изменчивости прорастания пыльцы на обеих п/п был практически одинаков у здоровых деревьев и значительно увеличивался у усыхающих. У деревьев, растущих на п/п № 2, уменьшалась длина пыльцевых трубок. Она варьировала у разных деревьев от 31.2 до 77.4 мкм, при этом у 70 % деревьев длина трубок не превышала диаметра пыльцевого зерна, что позволяет отнести данную пыльцу к нежизнеспособной (Третьякова, Бажина, 1994).

Биохимический состав пыльцы. Исследования показали, что пыльца пихты сибирской чрезвычайно бедна углеводами (табл. 3). Содержание их в пыльце деревьев, растущих на п/п № 1, составляло 1.15 %, что значительно ниже, чем у других представителей сем. *Pinaceae*, таких как сосна обыкновенная (11.0 %) и кедр сибирский (4.1 %) (Осетрова, Кудашова, 1972). Вероятно, по этой причине пыльца пихты сибирской значительно хуже произрастает на питательных средах, не содержащих сахарозу (Бажина, 1997).

В пыльце пихты, растущей в среднегорье Восточного Саяна, идентифицированы 21 свободная аминокислота и 2 амида (см. рисунок). Общее их содержание у здоровых деревьев (п/п № 1) составляло 64.68 мг/г абс. сухого вещества, что значительно выше, чем у других хвойных, в том числе и у пихты сибирской в Южном Прибайкалье (Осетрова, Кудашова, 1972; Аларкон и др., 1978; Кудашова, 1999). Среди свободных аминокислот основную часть составляют аминокислоты глутаминового пула (свыше 70 % от общего количества): пролин, ГАМК, аргинин, что характерно для различных тканей большинства хвойных (Судачкова, 1977; Судачкова и др., 2003). Наибольший вклад в группу глутаминовой кислоты в пыльце пихты вносят пролин (43.0 % от суммы свободных аминокислот) и ГАМК (23.7 % от

ТАБЛИЦА 2

Характеристика жизнеспособности пыльцы пихты сибирской

№ п/п	Тело пыльцевого зерна		Воздушный мешок		Прорастание пыльцы, %	Длина пыльцевых трубок, мкм
	длина	высота	длина	высота		
1	$\frac{74 \pm 2.4}{12.4}$	$\frac{76 \pm 1.2}{5.9}$	$\frac{49 \pm 3.6}{27.4}$	$\frac{66 \pm 3.7}{21.2}$	$\frac{67.7}{36.8}$	$\frac{108.1 \pm 2.64}{9.1}$
2 здоровые деревья	$\frac{74 \pm 7.1}{19.3}$	$\frac{77 \pm 1.8}{4.6}$	$\frac{45 \pm 2.5}{11.0}$	$\frac{64 \pm 0.8}{2.4}$	$\frac{34.4}{36.1}$	$\frac{52.8 \pm 7.28}{30.8}$
2 усыхающие деревья	$\frac{70 \pm 7.0}{14.0}$	$\frac{70 \pm 4.8}{9.8}$	$\frac{42 \pm 2.3}{7.7}$	$\frac{61 \pm 2.0}{4.6}$	$\frac{25.6}{64.2}$	$\frac{55.5 \pm 1.65}{9.4}$

Примечание. В числителе — средние значения признаков, в знаменателе — коэффициент вариации.

ТАБЛИЦА 3

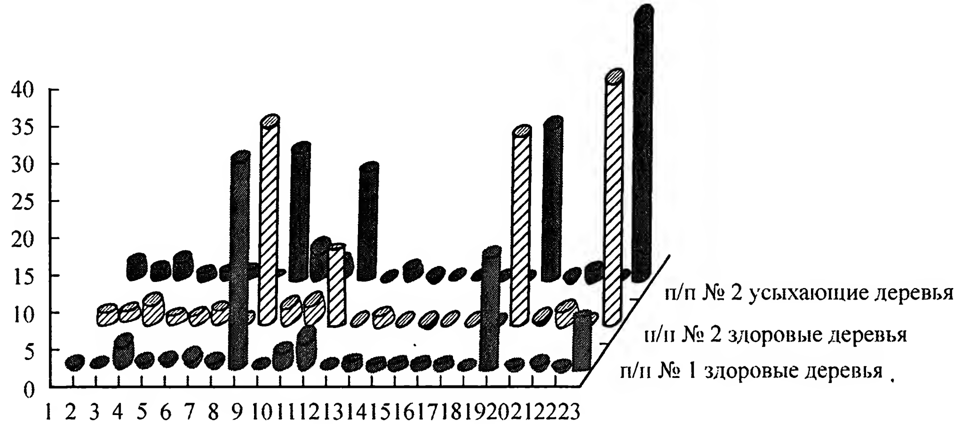
Биохимический состав пыльцы пихты сибирской
(мг/г абс. сух. вещества)

Суммарное содержание	п/п № 1	п/п № 2	
		здоровые	усыхающие
Углеводы	11.50	24.80	29.50
Свободные аминокислоты	64.68	112.8	107.45
Фенольные соединения	4.51	5.22	6.24
Аммиак	4.59	4.12	5.80

Примечание. Указаны средние для биологических повторностей значения. Ошибка составляла ±0.2—0.4 %.

суммы свободных аминокислот). Накопление их, как и низкое содержание аспарагиновой кислоты, треонина, серина, тирозина, глицина, валина, лейцина, орнитина, гистидина и отсутствие цистеина и метионина определяет специфику аминокислотного обмена в пыльцевых зернах пихты сибирской.

Состав пыльцы пихты сибирской изменяется в зависимости от условий произрастания: у деревьев, растущих на п/п № 2, наблюдается накопление углеводов, свободных аминокислот и фенольных соединений. Наиболее значительно (в 11.0—19.2 раза) увеличивается содержание амидов — аспарагина и глутамина, однако доля их в составе пыльцы остается достаточно низкой — около 1.4 %. Более чем в 2.5 раза увеличивается содержание аргинина, аспарагиновой кислоты, аланина, орнитина, цитруллина, а также углеводов. В то же время содержание таких ключевых в азотном обмене пыльцы пихты аминокислот, как пролин и глутаминовая кислота, снижается в 1.3—1.6 раз. Изменяется также соотношение свободных аминокислот: значительно увеличивается доля аргинина (29.8—33.4 % от суммы аминокислот по сравнению с 10 % на п/п № 1), а также аланина и лизина. В то же время доли пролина, глутаминовой кислоты и ГАМК уменьшаются с 71.5 до 37.7—48.9 %. Изменения затрагивают не только количественный, но и качествен-



Содержание свободных аминокислот в пыльце пихты сибирской.

По оси ординат — содержание свободных аминокислот, мг/г; по оси абсцисс — обозначения аминокислот: 1 — аспарагиновая кислота, 2 — аспарагин, 3 — глутаминовая кислота, 4 — глутамин, 5 — треонин, 6 — серин, 7 — α-аминоадипиновая кислота, 8 — пролин, 9 — оксипролин, 10 — глицин, 11 — аланин, 12 — цитруллин, 13 — валин, 14 — изолейцин, 15 — лейцин, 16 — тирозин, 17 — фенилаланин, 18 — β-аланин, 19 — ГАМК, 20 — орнитин, 21 — лизин, 22 — гистидин, 23 — аргинин.

ный состав пыльцы. В частности, только у здоровых деревьев, растущих на п/п № 1, идентифицировалась участвующая в биосинтезе лизина α-аминоадипиновая кислота, а у деревьев, растущих на п/п № 2, появлялся оксипролин в свободном виде.

Ряд соединений обнаруживает особенности накопления в зависимости от состояния деревьев. Так, только в пыльце усыхающих деревьев обнаружен β-аланин. В пыльце их также отмечается максимальное накопление оксипролина, гистидина, аммиака, углеводов и фенолов. Содержание серосодержащих аминокислот в пыльце усыхающих деревьев увеличивалось в 1.3—3.4 раза (с 1.26 до 1.64 мг/г цистеиновой кислоты и с 0.82 до 2.76 мг/г таурина). В то же время содержание серина, аспарагина, глицина, ГАМК, лизина, лейцина более заметно повышается у морфологически здоровых деревьев, растущих на п/п № 2, чем у усыхающих.

Репродуктивные органы считаются основными потребителями питательных веществ (Dickmann, Kozlowski, 1970). Синтетические процессы в органах-потребителях зависят от количества поступающих к ним ассимилянтов (Чиков, 1987). Достаточно высокая жизнеспособность пыльцы у пихты сибирской в низкогорье Восточного Саяна (п/п № 1) при относительно низком содержании в ней свободных аминокислот, углеводов и фенольных соединений, очевидно, обусловлена благополучным жизненным состоянием деревьев (Бажина, 2005).

В северной части заповедника (п/п № 2) происходит нарушение гомеостаза, что и вызывает усыхание деревьев пихты сибирской. Установлено, что у усыхающих деревьев снижаются скорость ростовых процессов, интенсивность ксилогенеза и активность фотосинтеза, а также обеспеченность тканей водой и ассимилянтами (Меняйло, 2001). Нарушения метаболических процессов пихты сибирской, очевидно, отражаются на составе и жизнеспособности ее пыльцы. В частности, накопление углеводов, отмеченное в настоящих исследованиях, может быть обусловлено их полифункциональной защитной ролью, связанной не только с прямой стабилизацией белковых молекул, но и с влиянием на метаболизм в целом (Колупаев, Трунова, 1992; Sudachkova et al., 2002). В пыльце деревьев кедра сибирского в суровых условиях высокогорья Западного Саяна также наблюдалось накопление углеводов и свободных аминокислот (Осетрова, Кудашова, 1972; Аларкон и др., 1978).

Особенно показательны изменения такой ключевой в составе пыльцы аминокислоты, как пролин. Резкое преобладание пролина над другими аминокислотами является характерной чертой состава пыльцы растений и объясняется его способностью быстро метаболизироваться за короткий период прорастания (Поддубная-Арнольди, 1964; Осетрова, Кудашова, 1972; Hong-qi et al., 1982; Lansac et al., 1996). Накопление свободного пролина в пыльце начинается после редукционного деления и осуществляется за счет притока из вегетативных органов (Бритиков, 1975). Высокое содержание пролина совпадает с быстрой экспрессией белка пролингидрогеназы и обеспечивает нормальный рост пыльцевых трубок и, возможно, ростовые процессы на начальных этапах эмбриогенеза (Ikeda Yosuke et al., 1999). При этом в пыльце растений, имеющих пониженную фертильность, содержание пролина снижается. Снижение содержания пролина в пыльце пихты сибирской также коррелирует с уменьшением жизнеспособности. Появление же свободного оксипролина может свидетельствовать о стрессовом состоянии деревьев пихты сибирской (Судачкова и др., 2005).

Можно предположить, что одним из основных стрессовых факторов, оказывающих отрицательное влияние на состояние пихты в среднегорье Восточного Саяна, является загрязнение среды. Заповедник «Столбы» попадает в пределы пылевого загрязнения г. Красноярска. Пылевая нагрузка на территории заповедника варьирует от 102.8 до 544.1 кг/см^2 в сутки, увеличиваясь на вершинах гор и перевалов, а также в прилегающей к городу северной его части (Мирошников и др., 1995). Несмотря на незначительное увеличение суммарного веса токсикантов в зимних осадках (табл. 1), наблюдается аккумуляция их в кроне деревьев пихты сибирской. Выявлено, что количество пылевых накоплений в мужском генеративном ярусе деревьев пихты, растущих в северной части заповедника (верховья р. Калтат), в 2.4—3.2 раза выше, чем в долине р. Лалетина (Отнюкова, Бажина, 2004). Наблюдаемое нами снижение жизнеспособности пыльцы при увеличении содержания фенольных соединений — универсального индикатора устойчивости растений (Фуксман и др., 1999; Pont, Pezet, 1991) — согласуется с данными увеличения их ингибирующей активности в пыльце деревьев, растущих в загрязненных лесных экосистемах оз. Байкал (Третьякова и др., 2003).

О нарушении гомеостаза пихты свидетельствует также повышенный уровень индивидуальной изменчивости характеристик пыльцы. Известно, что при отклонении условий среды от оптимальных у растений происходит снижение морфогенетического гомеостаза и стабильности развития (Мамаев, 1973; Петрунина, Гранина, 1995; Кряжева и др., 1996). При этом изменчивость биометрических признаков пыльцы характеризуется низким и средним уровнем изменчивости (Мамаев, 1973), что характерно и для пихты сибирской. В то же время функциональные признаки пыльцы более лабильны: амплитуда их варьирования в неблагоприятных условиях увеличивается, особенно у усыхающих деревьев. Высокие коэффициенты вариации свидетельствуют о значительной изменчивости прорастания пыльцы и образования как коротких, так и длинных пыльцевых трубок в пределах одной пробы, что отмечалось ранее в нарушенных пихтовых лесах (Третьякова, Бажина, 1994, 1999; Бажина, 1997).

При реакции растений на воздушное загрязнение отмечается увеличение общего содержания аминокислот, которые участвуют в регуляции осмотического потенциала и связывают избыток аммиака (Биохимические.., 1997; Кудашова, 1999; Rai, 2002). Отмечается, что присутствие высоких концентраций аминокислот орнитинового цикла можно использовать в качестве надежного показателя стрессового состояния при адаптации деревьев к воздействию токсикантов (Барахтенова, Кузьмина, 1991; Shumeiko et al., 1996; Биохимические.., 1997).

У многих растений под влиянием разного рода стрессов наблюдается также увеличение содержания ГАМК (Судачкова и др., 2003, 2005; Shelp et al., 2003; Narayan, Nair, 1990; Sudachkova et al., 2002). Показательно 3—5-кратное увеличение ее содержания в хвое однолетних побегов пихты сибирской при загрязнении (Биохимичекие.., 1997). Имеются данные о том, что ГАМК может изменять проницаемость мембран растительных клеток (Землянухин, Иванов, 1988). Накопление в условиях стресса это непротеингенной кислоты, образующейся в растениях путем декарбоксилирования глутаминовой кислоты (Кретович, 1974), связывают с ее резервной функцией.

Пихта сибирская чрезвычайно чувствительна к загрязнению среды (Бажина, Третьякова, 2001). Вероятно, наблюдаемое нами накопление ГАМК и аминокислот орнитинового цикла при одновременном снижении содержания аммиака свидетельствует об активной детоксикации последнего и резервирования азота у морфологически здоровых, более устойчивых деревьев, растущих в стрессовых условиях. Исследования влияния загрязнителей на азотный обмен ряда лиственных видов (Фитотоксичность.., 1986) показали, что устойчивые растения характеризуются способностью к включению соединений азота в метаболические процессы за счет связывания аммиака в составе аргинина, серина, аланина, глицина, глутаминовой кислоты и амидов — глутамина и аспарагина.

Заключение

Пыльца пихты сибирской характеризуется низким содержанием углеводов при относительно высоком содержании свободных аминокислот. В стрессовых условиях происходит снижение жизнеспособности пыльцы, повышение уровня изменчивости ее функциональных признаков, накопление углеводов и фенольных соединений, а также резервирование азота у морфологически здоровых деревьев.

Благодарности

Автор выражает глубокую признательность А. В. Кнорре (заповедник «Столбы») за возможность проведения исследований на территории заповедника, Ф. Н. Кудашовой за биохимический анализ образцов и ценные советы при подготовке рукописи, Н. Е. Судачковой, И. Л. Милютиной за обсуждение результатов исследований.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты ККФН и РФФИ, «Енисей-2007» № 07-04-96810, РФФИ-БелРФФИ № 08-04-90001).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аларкон Н. Л., Минина Е. Г., Митрофанов Т. К. и др. Аминокислоты пыльцы кедра сибирского // Физиол. раст. 1978. Т. 25. № 4. С. 855—857.

Александрова Л. П., Осипов В. И. Методика фракционирования фенольных соединений тканей хвойных // Исследование обмена веществ древесных растений. Новосибирск, 1985. С. 96—102.

Бажина Е. В. Половая репродукция пихты сибирской в нарушенных лесных экосистемах бассейна озера Байкал: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 1997. 20 с.

Бажина Е. В. Состояние пихты сибирской в лесных экосистемах заповедника «Столбы» // Лесопользование, экология и охрана лесов: фундаментальные и прикладные аспекты. Матер. Междунар. науч.-практ. конф. Томск, 2005. С. 48—50.

Бажина Е. В., Третьякова И. Н. К проблеме усыхания пихтовых лесов // Усп. совр. биол. 2001. Т. 121. № 6. С. 626—631.

Барахтенова Л. А., Кузьмина Г. П. Диагностика устойчивости сосновых лесов при техногенном загрязнении // Сиб. биол. журн. Изв. СО АН СССР. 1991. Вып. 6. Ч. 2. С. 38—46.

Биохимические индикаторы стрессового состояния древесных растений / Н. Е. Судачкова, И. В. Щеин, Л. И. Романова и др. Новосибирск, 1997. 176 с.

Бритиков Е. А. Биологическая роль пролина. М., 1975. 87 с.

Государственный доклад «О состоянии и охране окружающей среды Красноярского края в 2004 году». Красноярск, 2005. 213 с.

Землянухин А. А., Иванов Б. Ф. Биохимия гипоксического метаболизма растений. Воронеж, 1988. 192 с.

Коловский Р. А., Бучельников М. А. Биоиндикация в заповеднике «Столбы»: оценка и прогноз // Тр. гос. заповедника «Столбы». Красноярск, 2001. Вып. 17. С. 226—244.

Колупаев Ю. Е., Трунова Т. И. Особенности метаболизма и защитные функции углеводов растений в условиях стрессов // Физиология и биохимия культ. растений. 1992. Т. 24. № 6. С. 523—533.

Кретович В. Л. Обмен азота в растениях. М., 1974. 526 с.

Кряжева Н. Г., Чистякова Е. К., Захаров В. М. Анализ стабильности развития березы повислой в условиях химического загрязнения // Экология. 1996. № 6. С. 441—444.

Кудашова Ф. Н. Метаболитические нарушения в репродуктивной сфере пихты сибирской под влиянием техногенного загрязнения на юге Байкала // Леса и лесообразовательный процесс на Дальнем Востоке. Владивосток, 1999. С. 195—196.

Луцкевич Н. П. Физиологические различия в качестве пыльцы сосны обыкновенной в связи с различными экологическими условиями // Половая репродукция хвойных. Новосибирск, 1973. Ч. 1. С. 219—221.

Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений на примере семейства *Pinaceae* на Урале. М., 1973. 284 с.

Меняйло Л. Н. Пихта сибирская в условиях техногенного загрязнения Красноярского заповедника «Столбы» // Классификация и динамика лесов Дальнего Востока. Владивосток, 2001. С. 160—161.

Минина Е. Г., Ларионова Н. А. Морфогенез и проявление пола у хвойных. М., 1979. 216 с.

Мирошников А. Е., Максимова С. В., Анциферова О. В. Пылевое загрязнение г. Красноярска и его окрестностей // Биоразнообразие и редкие виды растений Средней Сибири. Красноярск, 1995. С. 66—67.

Некрасова Т. П. Пыльца и пыльцевой режим хвойных Сибири. Новосибирск, 1983. 169 с.

Осетрова Г. В., Кудашова Ф. Н. Углеводный и аминокислотный состав пыльцы кедра сибирского и сосны обыкновенной // Матер. конф. по физиологии и биохимии растений, посвящ. 50-летию образования СССР. Красноярск. 1972. С. 41—46.

Отнюкова Т. Н., Бажина Е. В. Эпифитные лишайники в мониторинге атмосферного загрязнения // Контроль и реабилитация окружающей среды. Матер. IV Междунар. симп. Томск, 2004. С. 28—29.

Петрунина Н. С., Гранина Н. С. Внутривидовая изменчивость растений в экстремальных геохимических условиях. Экология популяций. Структура и динамика. Т. 2. М., 1995. С. 884—893.

Плешков Б. П. Практикум по биохимии растений. М., 1976. С. 115—117.

Поддубная-Арнольди В. А. Общая эмбриология покрытосеменных растений. М., 1964. 482 с.

Размологов В. П., Цингер Н. В. Гистохимическая характеристика физиологической эволюции пыльцы *Gymnospertae* // Биохимия и филогения растений. М., 1972. С. 198—218.

Резникова С. А. Цитология и физиология развивающегося пыльника. М., 1984. 272 с.

Скрипальщикова Л. Н., Харук В. И., Зубарева О. Н. и др. Экологический мониторинг техногенных ландшафтов на основе наземных и дистанционных данных // География и природные ресурсы. 2002. № 3. С. 31—39.

Степень Р. А., Коловский Р. А., Калачева Г. С. Влияние техногенных выбросов на состояние пригородных лесов Красноярска // Экология. 1996. № 6. С. 410—414.

Судачкова Н. Е. Метаболизм хвойных и формирование древесины. Новосибирск, 1977. 230 с.

Судачкова Н. Е., Милютина И. Л., Семенова Г. П. Состав и содержание свободных аминокислот в различных частях и тканях *Pinus sylvestris* L., *Larix sibirica* Ledeb. и *L. gnelinii* (Rupr.) Rupr. // Раст. ресурсы. 2003. Т. 39. Вып. 1. С. 19—31.

Судачкова Н. Е., Милютина И. Л., Семенова Г. П. Распределение аминокислот по структурным элементам дерева лиственницы Гмелина на криогенных почвах Средней Сибири // Лесоведение. 2005. № 5. С. 32—40.

Тараканов В. В., Куценогий К. П., Милютин Л. И. и др. Элементный состав хвои в разных клонах сосны обыкновенной // Лесоведение. 2007. № 1. С. 28—35.

Третьякова И. Н., Бажина Е. В. Жизнеспособность пыльцы пихты сибирской в нарушенных лесных экосистемах гор Южной Сибири // Экология. 1994. № 6. С. 20—28.

Третьякова И. Н., Бажина Е. В. Качество пыльцы пихты сибирской в нарушенных лесных экосистемах озера Байкал // Лесоведение. 1999. № 4. С. 30—38.

Третьякова И. Н., Ларионова Н. А., Бажина Е. В. Жизнеспособность и содержание фитогормонов в пыльце пихты сибирской в нарушенных лесных экосистемах гор Южной Сибири // Лесоведение. 2003. № 4. С. 36—41.

Третьякова И. Н., Носкова Н. Е. Пыльца сосны обыкновенной в условиях экологического стресса // Экология. 2004. № 1. С. 26—33.

Успенская Ж. В., Кретович В. Л. Методика количественной бумажной хроматографии сахаров, органических и аминокислот у растений. М.; Л., 1962. 84 с.

Фитотоксичность органических и неорганических загрязнителей / В. П. Тарабрин, Е. Н. Кондратюк, В. Г. Башкатов и др. Киев, 1986. 216 с.

Фуксман И. Л., Исидоров В. А., Крутов В. И., Иванов А. Р. Метаболизм веществ вторичного происхождения у пораженных древесных растений // Физиология растений — наука 3-го тысячелетия / Матер. Междунар. конф. 4-й съезда о-ва физиологов растений России. М., 1999. Т. 1. С. 486.

Чиков В. И. Фотосинтез и транспорт ассимилятов. М., 1987. 188 с.

Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 1. Генеративные органы цветка (ред. Т. Б. Батыгина). СПб., 1994. С. 86—121.

Almeida-Muradian L. B., Pamplona L. C., Coimbra S., Barth O. M. Chemical composition and botanical evaluation of dried bee pollen pellets // J. Food Composition and Analysis. 2005. Vol. 18. N 1. P. 105—111.

Beart J. E., Lilley T. N., Haslam E. Plant polyphenols-secondary metabolism and chemical defense: some observations // Phytochemistry. 1985. Vol. 24. N 1. P. 33—38.

Dickman D. I., Kozlowski T. T. Mobilization and incorporation of Photoassimilated C^{14} by growing vegetative and reproductive tissue of adult *Pinus resinosa* Ait. tree // Plant. Physiol. 1970. Vol. 45. P. 284—289.

Hong-qi Z., Croes A. F., Linskens H. F. Protein synthesis in germinating pollen of *Petunia*: role of proline // Planta. 1982. Vol. 154. P. 199—203.

Lansac A. R., Sullivan C. Y., Johnson B. E. Accumulation of free proline in sorghum (*Sorghum bicolor*) pollen // Can. J. Bot. 1996. Vol. 74. P. 40—45.

Pont V., Pezet R. Un moyen de defence naturel des vegetaux: phenols // Rev. Suisse Agr. 1991. Vol. 23. N 4. P. 237—241.

Hak O., Russel J. N. Environmental effects on Yellow-cedar pollen Quality // FGC Extension Note. 2005. P. 1—9.

Knight A. H., Crook W. M., Shephered H. S. Chemical composition of pollen with particular reference of cation exchange capacity and uronic acid content // J. Sci. Food and Agriculture. 2005. Vol. 23. N 3. P. 263—274.

Ikeda Y., Ichino T., Murakama M. et al. Physiological roles of accumulated proline in pollens and spores // Plant and Cell Physiol. 1999. Vol. 4. P. 147.

Pollen physiology and biotechnology / Ed. by C. P. Malik. New Delhi, 1992. 187 p.

Rai V. K. Role of amino acids in plant responses to stress // Biol. Plant. 2002. Vol. 45. N 4. P. 481—487.

Satya Narayan V., Nair P. M. Metabolism, enzymology and possible roles of 4-aminobutirate in higher plant // Phytochemistry. 1990. Vol. 29. N 2. P. 367—375.

Shelp B. J., Cauwenberge O. R., Bown A. W. Camma aminobutyrate: from intellectual curiosity to practical pest control // Can. J. Bot. 2003. Vol. 81. N 11. P. 1045—1048.

Shumeiko P. G., Ossipov V. I., Neuvonen S. The effect of simulated acid rain on bioschemical composition of Scot pine (*Pinus sylvestris* L.) needles // Environ. Pollution. 1996. Vol. 92. N 3. P. 315—321.

Stanley R. G. Endogenous carbohudrates, organic acid und pine pollen viability // Sylvae Genet. 1962. Bd 11. H. 1. S. 1—3.

Stanley R. G., Linskens H. F. Pollen biology, biochemistry management. New York, 1974. 307 p.

Sudachkova N. E., Milutina I. L., Semenova G. P. Influence of water deficit on contents of carbohydrates and nitrogenous compounds in *Pinus sylvestris* L. and *Larix sibirica* Ledeb. tissue // Eurasian J. Forest Res. 2002. N 4. P. 1—11.

SUMMARY

Our research in fir forests of the middle mountains of the Eastern Sayan («Stolby» Nature Reserve) has shown than the vitality and contents of *Abies sibirica* Ledeb. pollen changes depending on ecological conditions. The pollen of trees from the northern part of the Reserve demonstrates worse germination on a nutrient medium, and shorter inviable pollen tubes. The biochemical contents of the *A. sibirica* pollen is specific, with very low carbohydrate content and relatively high content of free aminoacids. Environmental factors change the pollen contents. Under stress conditions, carbohydrates, aminoacids and phenolic compounds are accumulated.

УДК 581.162.4 : 572.226 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 5

© Е. А. Кравец, О. А. Хведынич

ОСОБЕННОСТИ ВХОЖДЕНИЯ ПЫЛЬЦЕВЫХ ТРУБОК В ЗАРОДЫШЕВЫЙ МЕШОК У *LILIUM HENRY, L. REGALE* И СОРТА «BRIGHT STAR» *(LILIACEAE)*. ОПЛОДОТВОРЕНИЕ АНТИПОД И ЦЕНТРАЛЬНОЙ КЛЕТКИ

E. A. KRAVETS, O. A. KHVEDINICH. PECULIARITIES OF POLLEN TUBES PENETRATION INTO EMBRYO SAC IN *LILIUM HENRY, L. REGALE* AND «BRIGHT STAR» VARIETY (*LILIACEAE*). FERTILIZATION OF ANITIPODAL AND CENTRAL CELLS

Институт клеточной биологии и генетической инженерии НАН Украины
03680 Киев, ул. Акад. Заболотного, 148
E-mail: elkrav@online.ua
Поступила 21.02.2008
Окончательный вариант получен 05.08.2008

В зародышевый мешок изученных видов через микропиле может входить несколько пыльцевых трубок, что приводит к полиспермии. Дополнительные пыльцевые трубки растут вдоль поверхности центральной клетки до халазальной части зародышевого мешка и вскрываются между верхней антиподой и центральной клеткой, реже — между верхней и нижними антиподами. Один из пары спермиев сливается с верхней антиподой, второй проникает в центральную клетку и его ядро вступает в контакт с нижним полярным ядром, реже второй спермий сближается с одной из нижних антиподальных клеток. Процесс оплодотворения антиподы и центральной клетки завершается фазой морфологического подобия ядер, характерной для постмитотического типа оплодотворения. Направленный рост пыльцевых трубок у лилии, очевидно, связан со специфической дифференциацией клеток антиподального аппарата, имитирующих яйцеклетку. Предполагается, что обнаруженный феномен может нести трофическую и генетическую функции, пополняя генетическое разнообразие эндосперма и потенциально реализуясь в виде полиэмбрионии.

Ключевые слова: дополнительные пыльцевые трубки, полиспермия, оплодотворение антипод, оплодотворение центральной клетки, имитация яйцеклетки, *Lilium henry, L. regale.*

Известно, что лилия является одним из классических объектов, на которой было открыто двойное оплодотворение у покрытосеменных растений (Навашин, 1898). Благодаря этому открытию стало ясно, что как зигота, из которой развивается зародыш, так и оплодотворенная центральная клетка, образующая эндосперм, являются продуктом полового слияния и сочетают в себе генетические признаки обоих родителей. Последующими исследованиями это открытие было подтверждено и распространено на многие виды растений (Guignard, 1899; Навашин, 1900а, б, 1912, и др.). Изучая оплодотворение у разных представителей покрытосеменных, С. Г. Навашин показал, что универсальность процесса двойного оплодотворения не исключает вариаций в его прохождении. Так, он заметил, что у орхидных спермий лишь контактирует с полярными ядрами центральной клетки, так и не сливаясь с ними (Навашин, Финн, 1912). Для видов *Juglans* (*J. nigra* и *J. regia*) была типична полиспермия: «...зародышевого мешка достигают несколько пыльцевых трубок одна за другою, содержимое этих трубок, вероятно, за очень короткий срок, также одно за другим успевает излиться в зародышевый мешок» (Навашин, Финн, 1912 : 289). Эти факты оценивались как явление примитивного характера, обусловленное «тем, что зародышевый мешок у видов *Juglans* не испытывал еще тех изменений, которые привели к выработке элементов с определенными функциями...» (там же: 293). Навашин полагал, что указанные особенности в процессе оплодотворения могут быть обусловлены «отсутствием достаточной дифференцировки...» элементов зародышевого мешка (в том числе синергид и антипод) (там же: 293, 294) и спецификой строения спермиев, попадающих в зародышевый мешок в виде пары ядер, объединенных общей цитоплазмой генеративной клетки (там же: 288, 294).

Вероятность оплодотворения других клеток зародышевого мешка была у Навашина, что называется, «на кончике пера», тем более что многие годы в круг его интересов входил вопрос об особенностях роста пыльцевых трубок в семязачатках «халацогамных» растений, когда пыльцевые трубки проникают в семязачаток через халазу (Навашин, 1895а, 1895б; Навашин, Финн, 1912). Но вопросы полиспермии и оплодотворения других клеток зародышевого мешка оказались «в тени», так и не получив должного внимания. Тем не менее эта проблема имеет непосредственное отношение к двойному оплодотворению: во-первых, в связи с вероятностью замещения яйцеклетки и центральной клетки в ходе оплодотворения, во-вторых, параллельными процессами, которые могут дополнять, изменять или просто сопровождать процесс двойного оплодотворения.

История вопроса о возможности оплодотворения других, помимо яйцеклетки и центральной клетки, элементов зародышевого мешка, оказывается более давней, чем кажется на первый взгляд. Так, A. Frisendahl (1912) приводил примеры необычного поведения пыльцевых трубок в семязачатке и зародышевом мешке у *Myricaria germanica,* когда пыльцевая трубка, пройдя микропиле, достигала антипод или врастала в ткань нуцеллуса, поворачивая затем к антиподальному аппарату, где и вскрывалась. Оплодотворения антипод, однако, не было установлено. Подобные явления были описаны у *Myosurus minimus* (Mann, 1893), *Reseda lutea* (Guignard, 1900; цит. по: Schnarf, 1927/1929) и *Ulmus glabra* (Ekdahl, 1941). E. Overton (1891) у *Lilium martagon* описал развитие синергидного зародыша в результате оплодотворения синергиды спермием дополнительной пыльцевой трубки, а G. Mann (1893) у *Myosurus minimus,* C. Shattuck (1905) у *Ulmus americana* и M. Derschau (1918) у *Nigella arvensis* наблюдали оплодотворение антиподы спермием пыльцевой трубки, проникшей в зародышевый мешок со стороны халазы. Все эти примеры объединяет особый характер роста пыльцевых трубок и его ориентации в отношении антиподального аппарата. По S. Murbeck (1901), они относятся к халазогамии и на том основании, что пыльцевым трубкам свойственна способность к межклеточному росту. При этом пыльцевые трубки могут врастать в семязачаток как при порогамии, так и при халазогамии или мезогамии. В зародышевый мешок пыльцевые трубки входят, как правило, через микропиле. У *Ulmus americana, U. glabra* и *Nigella arvensis* оплодотворение антиподы исследователи связывали со специфической дифференциацией антипод — их сходством с яйцеклеткой (Shattuck, 1905; Derschau, 1918; Ekdahl, 1941). Следовательно, оплодотворение синергид и антипод — реальное, хотя и редкое явление, которое может быть связано с особенностями дифференциации элементов зародышевого мешка.

Действительно, в зародышевый мешок покрытосеменных может войти 1 и более пыльцевых трубок (ПТ), внося в него по несколько пар спермиев (Навашин, Финн, 1912; Gerassimova, 1933; Герасимова-Навашина, 1951; Бенецкая, 1952; Устинова, 1954; Батыгина, 1974; Банникова, 1975; Поддубная-Арнольди, 1976; Герасимова-Навашина, Батыгина, 1994). В большинстве случаев спермии дополнительных пыльцевых трубок в оплодотворении не участвуют, а вместе с цитоплазмой ПТ утилизируются зародышевым мешком (Поляков, Михайлова, 1951; Поляков, 1955; Поддубная-Арнольди, 1976, и др.). Изредка дополнительные спермии проникают в яйцеклетку и центральную клетку (Gerassimova, 1933; Герасимова-Навашина, 1951; Банникова, 1975; Поддубная-Арнольди, 1976; Герасимова-Навашина, Батыгина, 1994). Что касается особенностей структурно-функциональной организации женского гаметофита покрытосеменных, то для некоторых зародышевых мешков, преимущественно тетраспорических типов, была показана эквипотенциальность, т. е. относительная равнозначность клеток яйцевого аппарата (синергид) и антипод в отношении оплодотворения (Герасимова-Навашина, 1962; Петрова, 1977; Солнцева, 1973; Кравец, 1986, 1987; Плющ, 1992; Герасимова-Навашина, Батыгина, 1994). В этой связи наиболее вероятным является оплодотворение синергид (Кравец, 1986; Хведынич, Кравец, 1991). А вот феномен оплодотворения антипод и по сей день остается дискуссионным (Герасимова-Навашина, Батыгина, 1994; Батыгина, Виноградова, 2007). Авторам настоящей статьи удалось получить материал, подтверждающий не только распространенность явления полиспермии у покрытосеменных, но и указывающий на возможность участия спермиев дополнительных пыльцевых трубок в оплодотворении практически всех клеток зародышевого мешка (у представителей рода *Lilium*). Цель исследования заключалась в выяснении особенностей вхождения пыльцевых трубок в зародышевый мешок, поведения избыточных спермиев, специфики взаимодействия мужских гамет и клеток, имитирующих женские гаметы, а также причин, обусловливающих данный феномен.

Материал и методика

Объекты исследования — лилия Генри (*Lilium henry* Bak., 2n = 24) и лилия королевская (*L. regale* L., 2n = 24), принадлежащие к подроду *Eulirion* Reichb., самосовместимые виды, родоначальники известной группы Орлеанских гибридов, а также самосовместимый гибридный сорт «Bright Star» (Брайт Стар, 2n = 24) из группы звездообразных Орлеанских гибридов (Шиповская, 1972). С учетом временны́х параметров процессов опыления и оплодотворения завязи фиксировали каждые сутки в течение 2 недель после искусственного опыления. Постоянные цитологические препараты для светооптического исследования изготовляли согласно общепринятой цитологической методике (Паушева, 1974) и авторским модификациям, применительно к данному объекту. Завязи фиксировали по Карнуа и Навашину. Срезы толщиной 25—30 мкм окрашивали разными гистологическими красителями, преимущественно реактивом Шиффа по Фельгену и пикрин-индигокармином — по Аксенову. Для анализа использовались также и временные препараты из поперечных срезов завязи, окрашенные ацетокармином или ацетоорсеином.

Результаты исследования

Организация зародышевого мешка перед оплодотворением. Зародышевый мешок (ЗМ) видов лилии характеризуется продолжительным периодом морфологической незрелости (рис. 1, *а, б*). После опыления и в течение роста пыльцевых трубок в тканях пестика (от двух до четырех суток) морфологическая дифференцировка элементов зародышевого мешка становится более отчетливой (рис. 1, *в, г*). В этот период увеличиваются размеры, форма и степень вакуолизации составляющих его клеток. В яйцевом аппарате зрелого ЗМ более четко дифференцируются синергиды: они увеличиваются в размере, удлиняются, приобретают слабо выраженные крючковидные отростки. Ядро синергиды занимает апикальное или центральное положение в клетке, реакция Фельгена в нем становится более контрастной. Часто одна из синергид имитирует яйцеклетку (рис. 1, *в*). Яйцеклетка в яйцевом аппарате выделяется более крупными размерами, округлыми контурами, углубленным в центральную клетку положением, вакуолизацией цитоплазмы и тонкой структурированностью ядра. Центральная клетка и антиподальный аппарат ЗМ накануне вхождения пыльцевой трубки также претерпевают изменения. Центральная клетка увеличивается в размерах; полярные ядра, в особенности верхнее, возрастают в объеме и приобретают тонкое строение, оставаясь на разных полюсах клетки. При этом верхнее полярное ядро располагается на одном уровне с яйцеклеткой, а нижнее — вблизи нижней границы центральной клетки (рис. 1). В антиподальном аппарате верхняя антипода увеличивается в размерах и округляется, структурированность ее ядра становится более тонкой. Нижние антиподы подвергаются депрессии, уменьшаются и постепенно дегенерируют через апоптоз (Wu, Cheung, 2000).

Яйцевой аппарат у всех исследованных представителей, независимо от степени зрелости ЗМ, характеризуется асимметричностью и лабильностью взаиморасположения клеток — яйцеклетка в нем часто занимает периферическое положение (рис. 1, *а—в*). Асимметричность в отношении микропиле определяет и некоторое функциональное различие между синергидами. Синергида, лежащая выше под самим микропиле, служит проводником пыльцевой трубки. Морфологическое сходство с яйцеклеткой обнаруживает вторая синергида, располагающаяся на одном

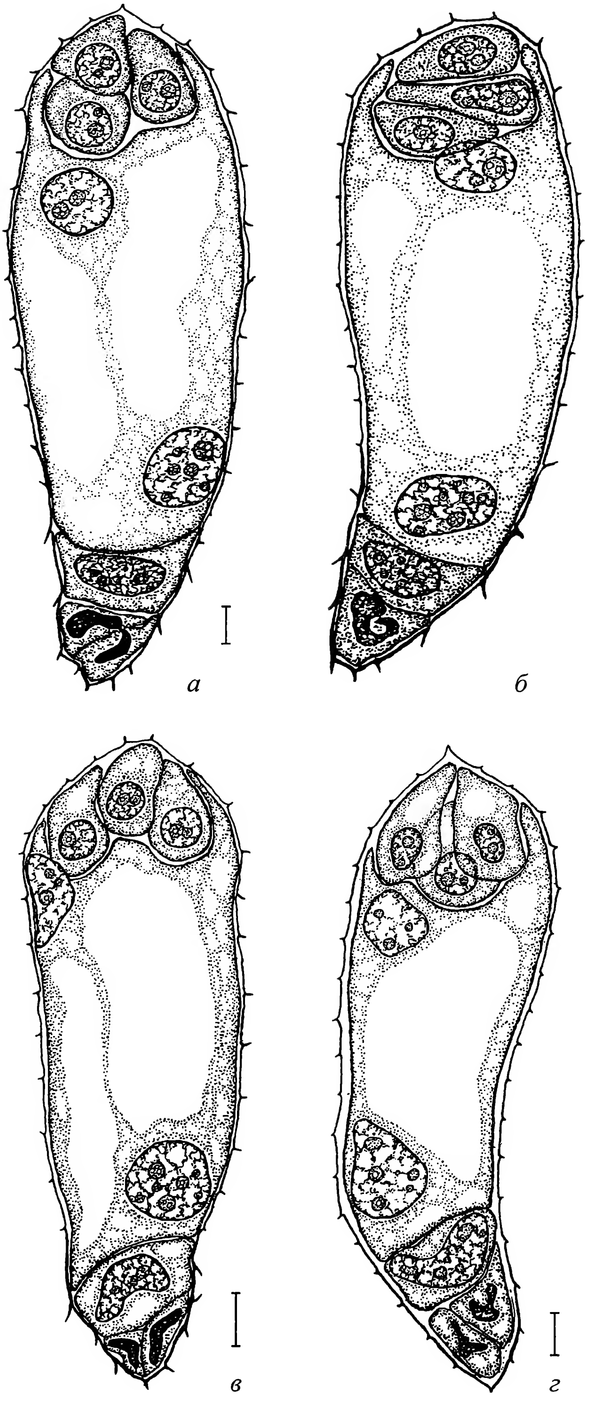


Рис. 1. Строение зародышевого мешка.

а, *б* — незрелый зародышевый мешок, сорт «Брайт Стар» и лилия Генри; *в*, *г* — к моменту оплодотворения, сорт «Брайт Стар» и лилия Генри. Масштабная линейка — 10 мкм.

с ней уровне. Сохраняясь до этапа эмбриогенеза, эта синергида может брать на себя функцию яйцеклетки или инициальной клетки апогаметического зародыша. Опыление и рост пыльцевых трубок в тканях пестика, вероятно, стимулируют дифференцировку клеток зародышевого мешка. Таким образом, зародышевый мешок видов лилии характеризуется слабой дифференциацией элементов, при этом одна из синергид и верхняя антипода часто имитируют яйцеклетку. Однако делать вывод о морфологической идентичности и функциональной равнозначности клеток ЗМ у данных представителей рода *Lilium*, по-видимому, не следует.

Вхождение пыльцевых трубок в семяпочку и зародышевый мешок. На вторые-третьи сутки после опыления в полости столбика и завязи пестика исследуемых видов наблюдается массовый рост пыльцевых трубок. На третьи-четвертые сутки пыльцевые трубки входят в семязачаток центральной части завязи. Часто в один семязачаток проникает несколько пыльцевых трубок (рис. 2, *а*, *б*). При искусственном опылении массовый характер роста дополнительных пыльцевых трубок определяется обилием пыльцы, нанесенной на рыльце пестика.

Основная, или первая, пыльцевая трубка прорастает в семязачаток и зародышевый мешок (ЗМ) через микропиле. Во многих случаях через микропиле в ЗМ следом за основной проникают и дополнительные пыльцевые трубки. Дополнительная ПТ может входить в зародышевый мешок через вторую синергиду, между клетками яйцевого аппарата или, обходя их, проникать непосредственно в «щель» между яйцеклеткой и центральной клеткой ЗМ, где она и вскрывается (Кравец, 1987; Хведынич, Кравец, 1991). В других случаях одна или две дополнительные пыльцевые трубки, пройдя микропиле ЗМ, растут далее, обходя яйцевой аппарат, вдоль центральной клетки в направлении антипод. Однако бóльшая часть входящих в семязачаток ПТ растет, не проникая в микропиле, по клеткам нуцеллу-

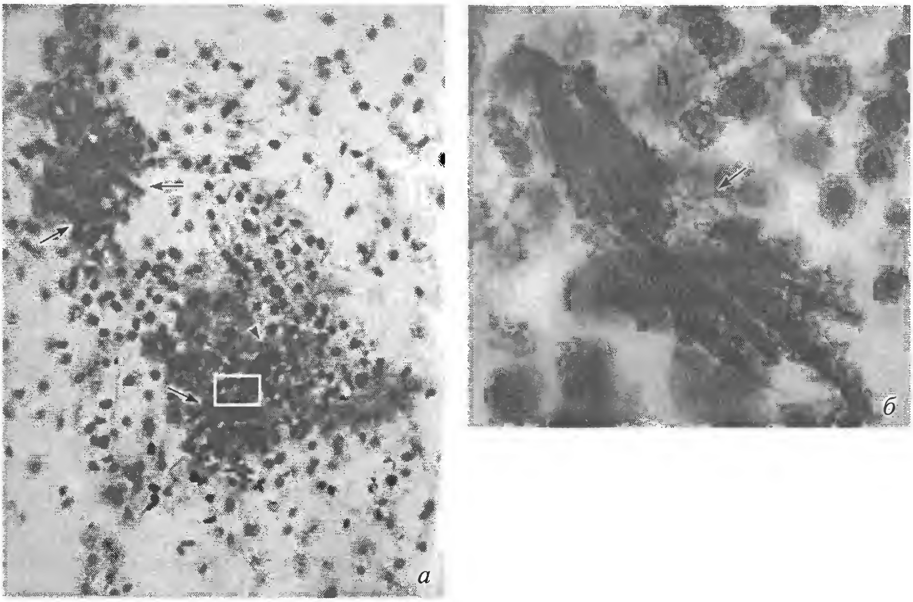


Рис. 2. Скопление дополнительных пыльцевых трубок в микропилярной и халазальной частях семяпочки.

а — общий вид; *б* — фрагмент халазальной части семяпочки с пыльцевыми трубками; лилия Генри, 4 сут после опыления (п./оп.). Окраска по Фёльгену.

са в направлении микропиле или халазы ЗМ (рис. 2, *а*, *б*). Большинство дополнительных ПТ так и не вскрываются, постепенно резорбируясь тканями семязачатка, или же вскрываются в халазальной его части под антиподальным аппаратом. Довольно часто спермии дополнительных пыльцевых трубок, особенно тех из них, которые продвигаются к халазе с задержкой, отличаются крупными размерами и разрыхленной структурой хроматина. Скорость роста пыльцевых трубок, по-видимому, коррелирует с готовностью зародышевого мешка к оплодотворению.

Особое внимание уделим пыльцевым трубкам, дорастающим до антиподального аппарата ЗМ. Своеобразие данного типа роста заключается в его неслучайном характере и хемотропной ориентации в отношении яйцеклеткоподобной антиподы (рис. 3). Дополнительные ПТ, дорастающие до антиподального аппарата, вскрываются вблизи верхней антиподы или же проникают в «щель» между центральной клеткой и верхней антиподой (рис. 4, *а*—*г*).

Оплодотворение центральной клетки и антиподы. Пыльцевая трубка, достигшая верхней антиподы, образует вздутие и вскрывается, освобождая пару спермиев. Дальнейшее поведение дополнительных спермиев, характер и скорость их преобразований зависят от целого ряда факторов, в частности времени проникновения ПТ (после опыления), состояния зародышевого мешка и пыльцевых трубок, места вскрытия ПТ в зародышевом мешке, «продвинутости» спермиев в цикле своего преобразования. Дополнительные пыльцевые трубки проникают в халазальную часть ЗМ, обычно уже оплодотворенного спермиями основной пыльцевой трубки, вошедшей в ЗМ через микропиле и одну из синергид (рис. 4, *г*).

Процесс оплодотворения в микропилярой части зародышевого мешка при участии спермиев основной пыльцевой трубки был подробно описан нами в других работах (Ментковская, 1980, 1982; Банникова, Хведынич, 1982). Здесь лишь отметим, что своеобразие процесса оплодотворения у данных представителей заключается в растянутости и варьировании периода между опылением и вхождением пыльцевых трубок в ЗМ, вследствие чего состояние спермиев, вносимых в зародышевый мешок, может различаться. Общая продолжительность процесса оплодотворения у разных видов лилии колеблется, составляя в среднем 7—8 сут, из которых более половины времени приходится на этап контактирования ядра спермия с ядром яйцеклетки. Полное объединение ядер гамет осуществляется в прометафазе-метафазе первого деления зиготы. Контактирование спермия с полярными ядрами является менее продолжительным, а фаза морфологической идентичности не столь полной как при сингамии. Взаимодействие ядер в ходе тройного слияния осуществляется последовательно — сначала в микропилярной области центральной клетки ядро спермия вступает в контакт с верхним полярным ядром, затем эта пара ядер, слегка погружаясь вглубь центральной клетки, сближается с нижним полярным ядром, которое поднимается к ним навстречу. Объединение ядер происходит в прометафазе-метафазе первого деления оплодотворенных клеток после дезинтеграции ядерной мембраны. Плоидность образующегося эндосперма

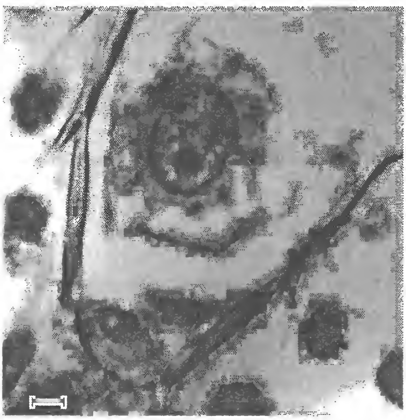


Рис. 3. Имитация яйцеклетки верхней антиподой; лилия Генри, 6 сут п./оп.

Окраска пикрин-индигокармином.

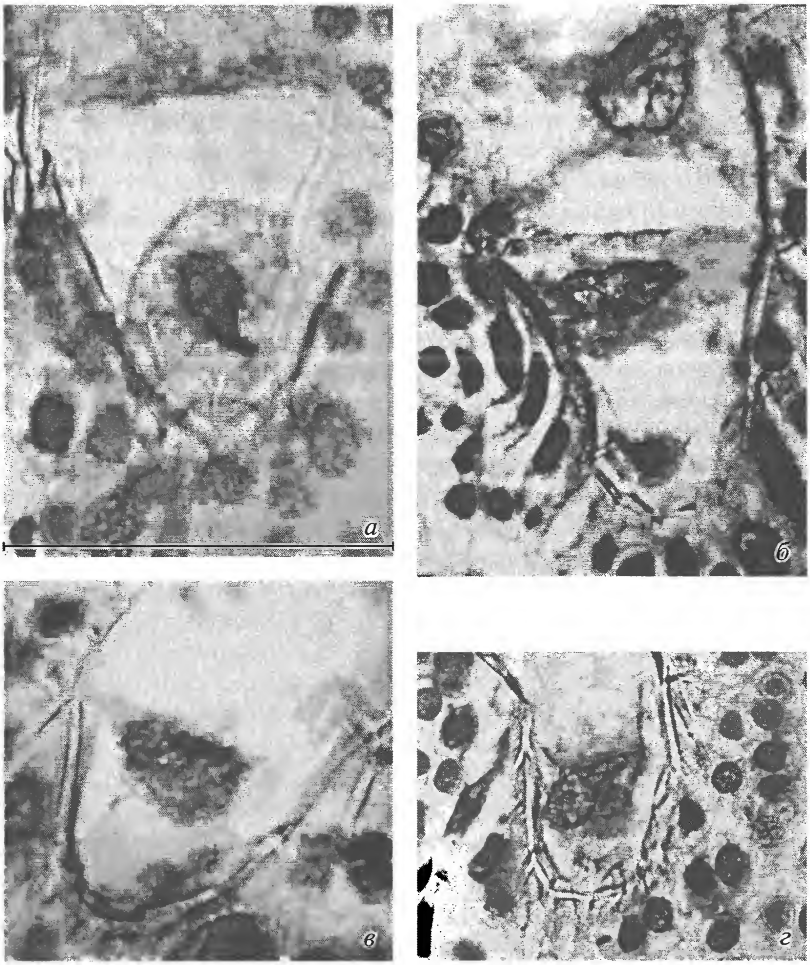


Рис. 4. Оплодотворение верхней антиподы и последовательные фазы преобразования спермия.

а — спермий в контакте с верхней антиподой, лилия Генри, 4 сут п./оп.; *б, в* — последовательные фазы преобразования ядра спермия в контакте с ядром антиподы, лилия Генри, 4—5 сут п./оп.; *г* — деспирализация хроматина спермия и формирование ядрышка, сорт «Брайт Стар», 6 сут п./оп. Окраска пикрин-индигокармином.

(первичная) составляет, как известно, 5n. К завершению сингамии в эндосперме обычно насчитывается 4 пары ядер.

Спермии, привносимые дополнительными ПТ в халазальный конец зародышевого мешка, часто находятся на более позднем этапе своего преобразования, чем основная пара спермиев, превосходя их по размерам и разрыхленному состоянию хроматина ядер (рис. 4, *б*—*г*). Цитоплазму в этих «перезревших» спермиях удается обнаружить не всегда. В наиболее типичном случае, когда дополнительная ПТ вскрывается между верхней антиподой и центральной клеткой, один из спермиев (его ядро) проникает в верхнюю антиподу, другой — в центральную клетку или же остается в контакте с верхней антиподой (рис. 4, *а*—*г*). В случае вскрытия пыльцевой трубки между верхней и нижними антиподами могут оплодотворяться одна или обе нижние антиподы, если они не подверглись дегенерации (рис. 4, *г*).

В ходе оплодотворения верхней антиподы ядро спермия вступает в контакт с ее ядром и претерпевает преобразования, свойственные сингамии (Навашин, 1898) и характерные для постмитотического типа оплодотворения (Герасимова-Навашина, 1957). Ядро спермия увеличивается и округляется, хроматин его разрыхляется, деспирализуется и формирует ядрышко, продолжая при этом выделяться на фоне ядра антиподы более контрастной реакцией Фёльгена (рис. 5, *а—г*; 6, *а—в*). Обычно один конец спермия остается более узким и компактным, другой — округляется и разрыхляется быстрее (рис. 5, *в, г*). Структурированность ядра антиподы в контакте с ядром спермия также изменяется: становится более тонкой, снижается интенсивность реакции Фёльгена, возрастает объем ядрышек. Контуры клетки приобретают округлые очертания, оболочка утолщается, изменяется характер вакуолизации цитоплазмы. Таким образом оплодотворенная верхняя антипода имитирует зиготу.

Оплодотворение центральной клетки с халазального конца спермием дополнительной ПТ часто приводит к ее полиспермии (а также гетероспермии) (рис. 4, *в*). При этом один из спермиев основной ПТ оказывается в контакте с верхним полярным ядром, а халазальной ПТ — с нижним полярным ядром, разделенными центральной вакуолью. Полярные ядра оставались разделенные центральной вакуолью и не объединялись. В контакте с верхним и нижним полярными ядрами спермии претерпевают

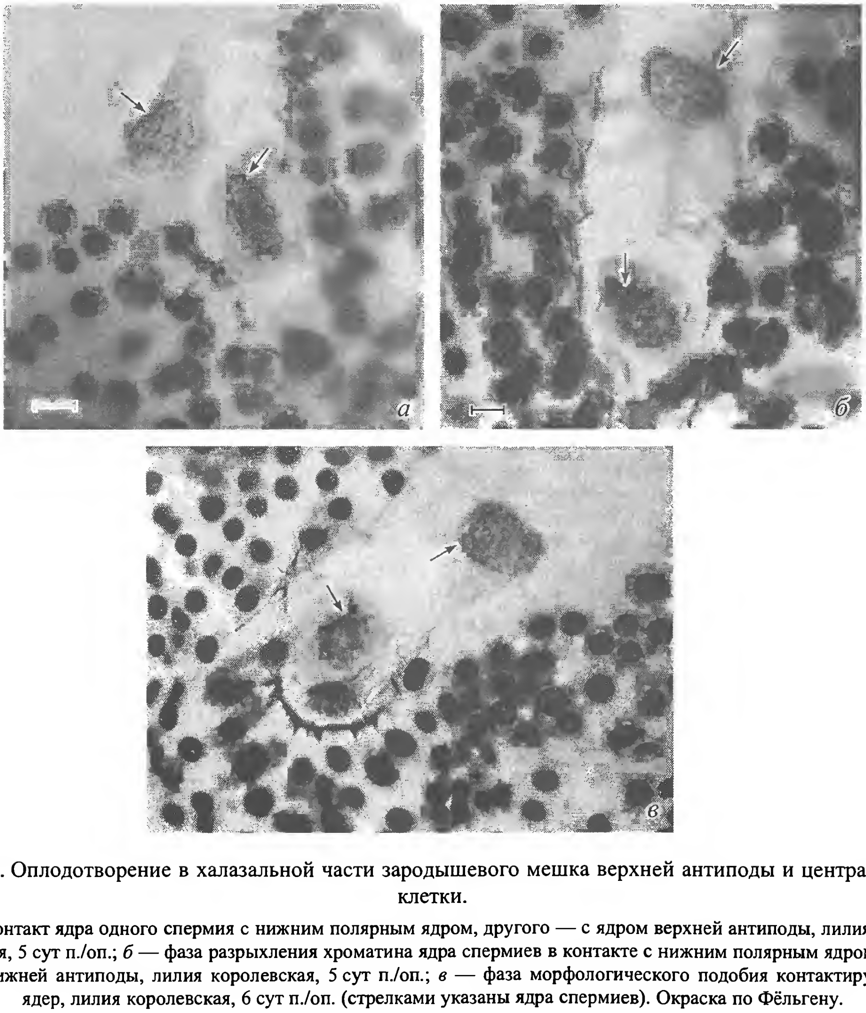


Рис. 5. Оплодотворение в халазальной части зародышевого мешка верхней антиподы и центральной клетки.

а — контакт ядра одного спермия с нижним полярным ядром, другого — с ядром верхней антиподы, лилия королевская, 5 сут п./оп.; *б* — фаза разрыхления хроматина ядра спермиев в контакте с нижним полярным ядром и ядром нижней антиподы, лилия королевская, 5 сут п./оп.; *в* — фаза морфологического подобия контактирующих ядер, лилия королевская, 6 сут п./оп. (стрелками указаны ядра спермиев). Окраска по Фёльгену.

ряд обычных для тройного слияния превращений (рис. 6, *а—в*). Создается впечатление, что процессы оплодотворения в микропилярной и халазальной частях ЗМ протекают симметрично, в определенной степени синхронно и независимо друг от друга, как будто бы эти процессы проходят в отдельных зародышевых мешках. В большинстве случаев процесс оплодотворения верхней антиподы и центральной клетки (с халазального конца) завершался фазой морфологического подобия ядер, характерной для постмитотического типа оплодотворения. Вследствие этого сложно предвидеть завершение тройного слияния, развитие эндосперма, а также его плоидность. Судьба оплодотворенной антиподы также остается не ясной. Исследование картин позднего объединения ядер осложнялось «поливариантностью» поведения верхней антиподы. Она часто пребывала в состоянии профазы митоза (рис. 6). Однако в ходе дальнейшего анализа эндоспермо- и эмбриогенеза в зародышевом мешке исследуемых видов лилии не было обнаружено антиподальных зародышей, за исключением редких случаев образования двухклеточных структур, генезис которых мог иметь разную природу, в частности амитотическую, апомиктическую или же половую.

Мы полагаем, что проникновение пыльцевых трубок в халазальную часть зародышевого мешка и оплодотворение антипод — явления не случайные. В большинстве случаев они сопровождают процесс двойного оплодотворения в ЗМ, не приводя к полиэмбрионии. Однако типичность картин полиспермии центральной клетки дает основание говорить о большей степени вариабельности двойного оплодотворения, в частности тройного слияния, чем принято считать. Известно, что природа и плоидность эндосперма, степень и продолжительность его развития у покрытосеменных значительно варьируют. Поэтому вполне допустимо, что в центральной клетке образуются два формообразовательных центра ядерного эндосперма: в микропилярной области — диплоидного, а в халазальной — тетраплоидного. Следует отметить, что оплодотворение антипод и центральной клетки было обнаружено нами и у других видов и гибридных сортов лилии, а также при их отдаленной гибридизации (Кравец, 1986, 1987). В последнем случае оплодотворение антипод могло происходить в неоплодотворенном зародышевом мешке, а также опережать или замещать ход основного процесса оплодотворения. Образования антиподальных зародышей, однако, не было обнаружено и в этих случаях.

По-видимому, механизм направленного роста пыльцевых трубок (хемотропизма) у лилии связан со специфической организацией зародышевого мешка обращенной полярности, в котором клетки антиподального аппарата имитируют яйцеклетку. Действительно, в структурно-функциональном отношении клетки яйцевого и антиподального аппаратов ЗМ данного типа характеризуются определенным сходством или своего рода зеркальностью (симметрией). Причины данного феномена, как уже упоминалось, могут быть обусловлены особенностями структурной организации зародышевого мешка Fritillaria-типа (и некоторых других типов ЗМ) (Мовсесян, 1973; Солнцева,

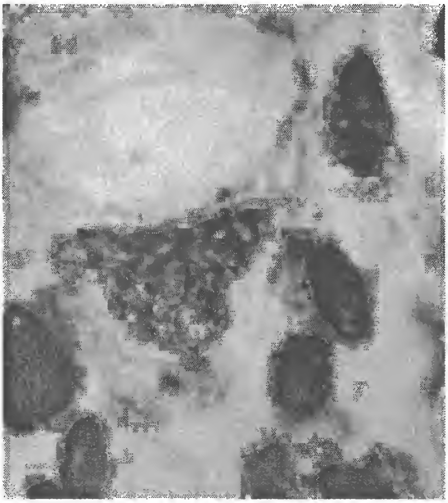


Рис. 6. Профаза деления верхней антиподы; сорт «Брайт Стар», 7 сут п./оп.
Окраска пикрин-индигокармином.

1973; Кордюм, 1980; Кравец, 1987; Плющ, 1992; Герасимова-Навашина, Батыгина, 1994). Причем нижние антиподы, подверженные депрессии, также влияют на ориентацию роста ПТ и движение спермиев в халазальном конце ЗМ. Однако депрессия, охватывающая халазальный конец ЗМ, ограничивает это взаимодействие обычно лишь контактом клеток. Вероятно, все клетки антиподального аппарата, хотя и в разной степени, обнаруживают функциональное сходство с яйцеклеткой (возможно и синергидами) и активность в привлечении спермиев. Итак, обнаруженный феномен может нести генетическую функцию, пополняя генетическое разнообразие эндосперма и реализуясь в виде полиэмбрионии. Кроме того, содержимое дополнительных ПТ независимо от того, участвуют ли они в оплодотворении ЗМ или нет, все равно сохраняет потенциальную способность к реализации своей генетической функции. Показано, что фрагменты ДНК спермиев дополнительных пыльцевых трубок могут включаться в геном зародыша и эндосперма (Pandey, 1979, 1986). Обнаруженный феномен, несомненно, имеет и трофический характер. Содержимое дополнительных пыльцевых трубок, проникших в семязачаток и зародышевый мешок, утилизируется, выполняя тем самым важную трофическую функцию, которую, вероятно, «недорабатывает» измененный антиподальный аппарат. Это подчеркивает физиологическое значение халазальной части семязачатка и ЗМ в обеспечении женского гаметофита метаболитами.

Благодарности

Автор выражает признательность руководству Центрального ботанического сада АН УССР за предоставленную в 1976—1978 гг. возможность работы с коллекционным материалом питомника декоративных луковичных растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банникова В. П. Цитоэмбриология межвидовой несовместимости у растений. Киев, 1975. 284 с.

Банникова В. П., Хведынич О. А. Основы эмбриологии растений. Киев, 1982. 164 с.

Батыгина Т. Б. Эмбриология пшеницы. Л., 1974. 206 с.

Батыгина Т. Б., Виноградова Г. Ю. Феномен полиэмбрионии. Генетическая гетерогенность семян // Онтогенез. 2007. Т. 38. № 3. С. 166—191.

Бенецкая Г. К. Оплодотворение и эмбриогенез у подсолнечника при различных способах опыления // Изв. АН Арм. ССР. 1952. Сер. биол. № 5. С. 144—149.

Герасимова-Навашина Е. Н. Пыльцевое зерно, гаметы и половой процесс у покрытосеменных // Тр. БИН АН СССР. 1951. Сер. 7. Вып. 2. С. 194—355.

*Герасимова-Навашина Е. Н.*Оплодотворение как онтогенетический процесс // Бот. журн. 1957. Т. 42. № 11. С. 1654—1673.

Герасимова-Навашина Е. Н. Цитологические данные о стимуле к развитию клеток зародышевого мешка // Тр. БИН АН СССР. 1962. Сер. 7. Вып. 5. С. 238—249.

Герасимова-Навашина Е. Н., Батыгина Т. Б. Лилейные — классический объект для изучения опыления и оплодотворения // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 2. Семя. СПб., 1997. С. 86—107.

Кордюм Е. Л. Ультраструктура клеточных органелл в процессе дифференцировки при формировании мужского и женского гаметофитов, зиготы и первичной клетки эндосперма у лилии королевской // Структурно-функциональная характеристика растительной клетки в процессах дифференциации и дедифференциации. Киев, 1980. С. 5—39.

Кравец Е. А. Развитие зародышевого мешка и процесс оплодотворения у представителей рода *Lilium* (Tourn.) L.: Дис. … канд. биол. наук. Киев, 1986. 200 с.

Кравец Е. А. Развитие зародышевого мешка и процесс оплодотворения у представителей рода *Lilium* (Tourn.) L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1987. 16 с.

Ментковская Е. А. Женский гаметофит у некоторых представителей рода *Lilium* (Tourn.) L. // Укр. бот. журн. 1980. Т. 37. № 3. С. 44—47.

Ментковская Е. А. Процесс оплодотворения у лилии // Укр. ботан. журн. 1982. Т. 39. № 5. С. 83—87.

Мовсесян С. Н. Отклонения в развитии женского гаметофита у рудбекии // Эмбриология покрытосеменных растений. Кишинев, 1973. С. 140—147.

Навашин С. Г. 1898. Результаты пересмотра процессов оплодотворения у *Lilium martagon* и *Fritillaria tenella* // С. Г. Навашин. Избранные труды. М.; Л., 1951. Т. 1. С. 188—192.

Навашин С. Г. Об оплодотворении у сложноцветных и орхидных // Известия Импер. Акад. наук. 1900. Т. 13. № 3. С. 335—340.

Навашин С. Г. 1900. О процессах оплодотворения у некоторых двудольных // С. Г. Навашин. Избранные труды. М.; Л., 1951. Т. 1. С. 230—335.

Навашин С. Г., Финн В. В. К истории развития халацогамных *Juglans nigra* и *J. regia* // Зап. Киевского о-ва естествоисп. 1912. Т. 22. № 3—4. С. 1—85.

Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М., 1974. 288 с.

Петрова Т. Ф. Цитоэмбриология лилейных. Подсемейство *Lilioideae*. М., 1977. 213 с.

Плющ Т. А. Ультраструктура зародышевого мешка покрытосеменных. Киев, 1992. 145 с.

Поддубная-Арнольди В. А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М., 1976. 507 с.

Поляков И. М. Применение радиоактивных изотопов в исследовании процесса оплодотворения у растений // Матер. сессии АН СССР по мирному использованию атомной энергетики. М., 1955. С. 221—234.

Поляков И. М., Михайлова П. В. Рост пыльцевых трубок в разных частях пестика и их избирательность // Изв. АН СССР. 1951. Сер. биол. № 1. С. 31—35.

Солнцева М. Г. Типы развития зародышевого мешка и морфология зародыша у *Rudbeckia laciniata* L. // Эмбриология покрытосеменных растений. Кишинев, 1973. С. 47—56.

Устинова Е. И. Влияние количества и разнообразия пыльцы на оплодотворение и развитие зародыша у подсолнечника // Изв. АН СССР. 1954. Сер. биол. № 5. С. 82—88.

Хведынич О. А., Кравец Е. А. Оплодотворение синергид у лилии // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 2. С. 236—240.

Шиповская Е. И., Колокольникова В. И., Матросова Г. В. Лилии (виды, разновидности и гибридные формы). М., 1972. 228 с.

Ekdahl J. Die Entwicklung von Embryosac und Embryo bei *Ulmus glabra* Hunds. // Svensk Bot. Tidskr. 1941. Bd 35. Hf. 2. S. 143—156.

Gerassimova E. N. Fertilization in *Crepis capillaris* // Cellule. 1933. Vol. 42. P. 103—114.

Derschau M. von. Über disperme Befruchtung der Antipoden von *Nigella arvensis* // Ber. Deutsch. bot. Gesell. 1918. Bd 36. S. 260—262.

Guignard L. Sur les antherosoides et la double copulation sexualle chez lez végétaux angiosperms // Rev. gen. 1899. T. 11. P. 131—138.

Mann G. The embryo sac of *Myosurus minimus* // Trans. And Proc. Bot. Soc. Edinb. 1893. Vol. 29. P. 351—364.

Murbeck S. Über das Verhalten des Pollenschlauches bei *Alchemilla arvensis* und das Wesen der Chalazogamie // Lunds Univ. Arsskr., N. F. Avd. 11. 1901. Vol. 9. P. 1—46.

Overton E. Beitrag zur Kenntnis der Entwickelung und Vereinigung der Geschlechtsproducte bei *Lilium martagon* // Beih. Bot. Zentralblatt. 1891. Bd 50. S. 336—337.

Pandey K. K. Gametic gene transfer in *Nicotiana* by means of irradiated pollen // Genetics. 1979. Vol. 49. N 1. P. 53—69.

Pandey K. K. Gene transfer through the use of sublethally irradiated pollen: the theory of chromosome repair and possible implication of DNA repair enzymes // Heredity. 1986. P. 37—46.

Schnarf K. Embryologie der Angiospermen. Berlin, 1927/1929. 690 S.

Shattuck C.H. A morphological study of *Ulmus americana* // Bot. Gaz. 1905. Vol. 40. P. 209—223.

Wu Hen-ming, Cheung Alice Y. Programmed cell death in plant reproduction // Plant Molecular biology. 2000. Vol. 44. P. 267—281.

SUMMARY

In the studied *Lilium* species, several pollen tubes may penetrate into the embryo sac through the micropyle and break in the antipodal area. One of the sperms of additional pllen tube copulates with the upper antipodal cell, the other one with the central cell or the lower antipodal. The antipodal fertilization was completed with the phase of nuclei morphological similarity typical of syngamy (postmitotic fertilization type). A directional growth of the pollen tubes involves a special differentiation of the antipodal cells to imitate egg cell. The phenomenon is assumed to play nutritious and genetical roles by increasing the genetic diversity of the endosperm and performing in polyembryony.

УДК 58.002 : 581.331.2

Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 5

© **Н. И. Габараева, В. В. Григорьева**

РАЗВИТИЕ И УЛЬТРАСТРУКТУРА АПЕРТУР У ПЫЛЬЦЫ *TREVESIA BURCKII* (*ARALIACEAE*) И *CHAMAEDOREA MICROSPADIX* (*ARECACEAE*)

N. I. GABARAYEVA, V. V. GRIGORJEVA. DEVELOPMENT AND ULTRASTRUCTURE OF POLLEN APERTURES IN *TREVESIA BURCKII* (*ARALIACEAE*) И *CHAMAEDOREA MICROSPADIX* (*ARECACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 346 36 43
E-mail: 1906ng@mail.ru

Поступила 12.12.2007
Окончательный вариант получен 28.10.2008

На ультраструктурном уровне исследовано развитие апертур пыльцевого зерна двух видов из отдаленных таксонов — двудольного *Trevesia burckii* и однодольного *Chamaedorea microspadix*. Прослежены стадии развития микроспор начиная с ранней тетрады и кончая стадией зрелых микроспор. Проведено сравнение процессов развития, приводящих к формированию борозд различного строения с целью выявления общих закономерностей онтогенеза апертур.

Ключевые слова: развитие экзины, развитие апертур, ультраструктура, самоорганизация, *Trevesia burckii, Chamaedorea microspadix*.

Развитие апертур пыльцевых зерен неразрывно связано с развитием всей спородермы, поэтому сначала были выявлены основные черты развития спородермы *Trevesia burckii* (Габараева, Григорьева, 2008) и *Chamaedorea microspadix* (Григорьева, Габараева, 2008). Сравнение развития апертур этих видов, принадлежащих к столь далеким друг от друга таксонам, дает хороший шанс выяснить, есть ли, однако, общие черты в ходе онтогенеза этих структур. Д. Б. Архангельский в общей статье соавторов по морфологии и палинологии вьетнамских представителей рода *Trevesia* (Грушвицкий и др., 1984) дает описание пыльцевых зерен (п. з.) *Trevesia burckii*: п. з. 3-бороздные, сфероидальные, скульптура сетчатая, структура колумеллятно-семитектатная, мембраны борозд гладкие (более полное описание см. в их статье). Исследована морфология зрелых п. з. представителей сем. *Arecaceae* (*Palmae* — Harley, 1990; Ferguson, Harley, 1993), в том числе рода *Chamaedorea*: п. з. однобороздные, с обширной дистальной бороздой, со стороны апертуры п. з. широкоэллиптические, скульптура сетчатая, структура колумеллятно-семитектатная, виды внутри рода хорошо различаются по орнаментации.

Эктэкзина в области апертур всегда сильно редуцирована, и мембрана апертуры состоит главным образом из эндэкзины и одного из слоев эктэкзины (тектума либо подстилающего слоя); инфратектатный слой, будь он колумеллятным, гранулярным или альвеолярным, всегда выклинивается. В тех случаях, когда сохраняющийся слой очень тонок, он легко рвется, и на поверхности апертуры оказывается интина. Данные относительно функции эндэкзины крайне отрывочны (Hesse, 2000), при этом даже само ее присутствие у однодольных ставится под сомнение. Однако исследования показали, что по крайней мере некоторые семейства однодольных (например, сем. *Araceae*) обладают эндэкзиной, которую прежде не замечали или неправильно интерпретировали (Тарасевич, 1989, 1990; Weber et al., 1998, 1999). Это связано с тем, что изучение только зрелых структур может вести к существенно ошибочным выводам относительно присутствия тех или иных слоев спородермы, так как не все слои хорошо видны в зрелой, спрессованной под давлением увеличившейся в объеме цитоплазмы микроспоры. Так, архаичные покрытосеменные сем. *Magnoliaceae* считались лишенными эндэкзины, однако данные о последовательности развития экзины показали наличие четкой ламеллятной эндэкзины по крайней мере для 4 родов этого семейства (Gabarayeva, 1991). Специальный термин — transitional endexine (переходная эндэкзина) — был предложен для эндэкзины нескольких таксонов (El-Ghazaly, Rowley, 1999). Экспериментальные данные с использованием маркеров (Rowley et al., 2003) значительно расширили наши представления о свойствах эктэкзины и эндэкзины, показав, что обе эти структуры способствуют переносу питательных веществ тапетального происхождения из полости пыльника в цитоплазму микроспор, причем отнюдь не только в области апертур. Rowley (1976), меняя параметры среды, в которой находились микроспоры *in vivo* до фиксации, показал, что эндэкзина в ходе развития долго остается пластичной и способной к динамическим изменениям, ее ламеллы могут расходиться друг от друга, образуя бульбообразные расширения и в апертурных, и во внеапертурных районах, а затем снова сходиться, и в таких местах транспорт веществ из полости пыльника особенно активен.

Задачей данного исследования было проследить и сравнить механизмы возникновения апертур на ультраструктурном уровне у *Trevesia burckii* и *Chamaedorea microspadix* с целью выявления общих закономерностей.

Материал и методика

Бутоны растения *Trevesia burckii* Boerl. (*Araliaceae*) с инвентарным номером 259740 и *Chamaedorea microspadix* Burret (*Arecaceae*) собирали в оранжереях Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН в С.-Петербурге в течение 5 лет. Фрагменты тычинок фиксировали в 3%-м растворе глютарового альдегида, приготовленном на 0.1 М какодилатном буфере с добавлением 2.5%-й сахарозы при pH 7.3, комнатной температуре в течение 24 ч, с добавлением в раствор 1%-го нитрата лантана. Постфиксация проводилась 2%-м тетроксидом осмия (pH 8.0, 20 °C, 2 ч). После дегидратации в серии ацетонов материал заключали в смесь Эпона и Аралдита. Ультратонкие срезы приготавливали с помощью алмазного ножа и контрастировали в насыщенном растворе уранилацетата и в 0.2%-м растворе цитрата свинца. Срезы исследовали в ТЭМ Hitachi H-600. Для исследования в световом микроскопе зрелую пыльцу подвергали ацетолизу и приготавливали постоянные препараты.

Результаты исследования

После завершения мейоза у *Trevesia burckii* образуется тетраэдрическая тетрада микроспор, заключенных в каллозную оболочку. Плазматическая мембрана микроспор на ранней тетрадной стадии еще лишена гликокаликса (примэкзинового матрикса), однако в местах будущих апертур видна складчатость плазмалеммы или ее трубчатые выросты, обнаруживаемые на срезах в виде пузырьков — ломасом (табл. I, *а*, головки стрелок; *б*, стрелка). На средней тетрадной стадии выявляются инвагинации вдоль всей поверхности микроспор (табл. I, *в*, стрелки), за исключением мест будущих апертур (табл. I, *в*, головки стрелок), а на поверхности плазмалеммы появляется гликокаликс. Эвагинированные места поверхности микроспор, находящиеся между инвагинациями, определяют места будущих колумелл эктэкзины в гликокаликсе, тогда как в местах будущих апертур гликокаликс отсутствует и, следовательно, колумеллы не закладываются. Вместо гликокаликса в области будущих апертур возникает линзообразное расширение периплазматического пространства, заполненное электронно-плотным веществом — структура, предшествующая онкусу (табл. I, *г*, головка стрелки), в которой появляются первые ламеллы эндэкзины-1 (табл. I, *д*, стрелки). На срезе, прошедшем не через центр апертуры (в субмедианной плоскости) видно, что по краям от утолщения эндэкзины-1 (табл. I, *е*, стрелка) появляются электронно-прозрачные полости (табл. I, *е*, звездочки). На базе этих маргинальных полостей позднее сформируется второй, гранулярный слой эндэкзины. В конце тетрадного периода каллоза начинает растворяться, освобождая микроспоры из тетрад (табл. I, *е*).

В начале свободноспорового периода в микроспорах начинается вакуолизация: огромная вакуоль оттесняет ядро и цитоплазму к периферии клетки (табл. II, *а*). Теперь эктэкзина с ее колумеллами, тектумом и толстым подстилающим слоем значительно утолщается в результате обильной аккумуляции спорополленина тапетального происхождения (табл. II, *а*), а апертуры хорошо заметны как утонченные и вогнутые участки экзины (табл. II, *а*, стрелки). На медианном срезе через апертуру видно, что колумеллы и подстилающий слой в этом месте не развиваются, и мембрана борозды прикрыта лишь тектумом эктэкзины. Ламеллы эндэкзины, наоборот, веерообразно расходятся в утолщении эндэкзины (табл. II, *б*, стрелки), а под ними видна электронно-прозрачная полость. В дальнейшем полости под ламеллами эндэкзины-1 заполняются электронно-плотными гранулами, и образуется гранулярный слой эндэкзины-2 (табл. II, *в*, *г*, головки стрелок). При этом происходит смещение ламелл эндэкзины-1 кнаружи и их пространственное уплотнение, так что теперь они выглядят как единый слой (табл. II, *г*, стрелка), а тектум, прикрывающий апертуру, образует выпячивание (табл. II, *в*, *г*). Гранулярный слой эндэкзины-2 развивается также и во внеапертурных областях микроспоры, но там он значительно тоньше. В завершение развития спородермы образуется микрофибриллярный слой интины, утолщающийся в маргинальных областях апертур (табл. II, *д*, *е*). Важно отметить, что такие утолщения интины наблюдаются по бокам от борозды, где эндэкзина прерывается (а не в центре), а ее место занимают эти расширения слоя интины. Возможно, что это нетипичная эндоапертура, лучше выраженная с боков от борозды (табл. II, *д*, звездочка), и хуже — в центре, под перпендикулярной ей бороздой: над утонченными участками эндэкзины эктэкзина всегда вполне развита (табл. II, *е*), тогда как под тонкой мембраной апертуры эндэкзина не прерывается (табл. II, *д*). Данные световой микроскопии подтверждают наличие нечеткой, нетипичной эндоапертуры, узкой в центре и расширяющейся по бокам (табл. IV, *д*, стрелки). Общий вид п. з. с крупно-сетчатой скульптурой показан на табл. IV, *е*.

На ранней тетрадной стадии плазматическая мембрана *Chamaedorea microspadix* лишена гликокаликса (табл. III, *а*). Он появляется на всей поверхности микроспоры несколько позже (табл. III, *б*, стрелка), за исключением дистальной поверхности — места будущей апертуры (табл. III, *б*, головка стрелки). Часто описываемых цистерн ЭР, подстилающих плазмалемму в местах будущих апертур и препятствующих накоплению гликокаликса в периплазматическом пространстве в ходе экзоцитоза пузырьков Гольджи, не наблюдается (табл. III, *б*), так что механизм, предотвращающий развитие в апертурных сайтах гликокаликса (а следовательно, и эктэкзины) остается неясным. При переходе к средней тетрадной стадии вдоль дистальной поверхности плазмалемма инвагинирует, образуя обширные полости, заполненные фибриллярным веществом (табл. III, *в*, *г*, звездочки). На этой стадии на проксимальной поверхности микроспоры уже хорошо заметна примэкзина с тонкими колумеллами (табл. III, *г*, стрелка), тогда как над инвагинациями плазмалеммы примэкзина отсутствует (табл. III, *г*, головка стрелки). На поздней тетрадной стадии микроспоры имеют уже отчетливую колумеллятную экзину (табл. III, *д*, стрелка), ее сетчатый рисунок хорошо выявляется в местах, где срез через оболочку прошел поперечно (табл. III, *д*, головка стрелки). В распадающихся тетрадах, когда каллозная оболочка уже частично разрушена, в экзине заметен довольно толстый тектум, и появляется тонкий подстилающий слой с типичной центральной белой линией, который и является единственным слоем эктэкзины, прикрывающим мембрану дистальной апертуры (табл. III, *е*, стрелки). Эта линия — граница между подстилающим слоем и очень тонкой эндэкзиной из 1—2 ламелл, которая появляется чуть позже — показана при большем увеличении на вставке в правом верхнем углу табл. III, *е* (головка стрелки).

Свободные микроспоры с крупным ядром и активным ядрышком обладают вполне развитой экзиной и хорошо выраженной бороздой (табл. IV, *а*). Апертурный район, прикрытый тонким подстилающим слоем эктэкзины и очень тонкой эндэкзиной, показан на табл. IV, *б*, стрелка. В завершение развития спородермы, после прохождения митоза и образования генеративной клетки, в апертурном районе появляется толстый слой интины (табл. IV, *в*, стрелка), а в цитоплазме пыльцевого зерна — множество липидных капель и амилопластов. Интина имеет канальчатое строение с радиально направленными каналами, причем даже при легком разбухании интины в воде или водном фиксаторе тончайшая мембрана борозды рвется (табл. IV, *г*). Общий вид п. з. со стороны дистальной апертуры показан на табл. IV, *ж*; скульптура представляет собой очень мелкую сетку.

Обсуждение результатов

Развитие апертур у таких двух столь отдаленных систематически видов, как двудольное *Trevesia burckii* и однодольное *Chamaedorea microspadix*, имеет как сходство, так и различия. Сходство носит общий характер и отражает закономерности развития апертур, присущие онтогенезу спородермы любого вида. Такими общими, хорошо известными чертами являются, прежде всего: 1) отсутствие в местах будущих апертур гликокаликса — того самого матрикса, на котором строится примэкзина; 2) как следствие этого — отсутствие большинства слоев эктэкзины в области апертур; 3) модификация (утолщение или утончение, вплоть до прерывистости в случае эндоапертуры) слоя эндэкзины в области апертур; 4) обязательное наличие слоя интины в апертурной области, тогда как во внеапертурной части спородермы интина может отсутствовать. В самом деле, в начале тетрадного периода у обоих видов в местах будущих апертур гликокаликс не откладывается. Этот момент является ключевым во всем дальнейшем развитии апертур. Для многих видов было показано, что цистерны ЭР, подстилающие плазмалемму в местах будущих апертур, видимо, препятствуют накоплению гликокаликса в периплазматическом пространстве в ходе экзоцитоза пузырьков Гольджи (Габараева, 1986 — см. обзор), однако у обоих исследованных нами видов цистерны ЭР под плазмалеммой в апертурных сайтах не обнаружены. Тем не менее отсутствие гликокаликса на плазмалемме в трех предапертурных местах у *Trevesia burckii* может быть объяснено другим механизмом: именно в этих местах плазмалемма микроспор на ранней тетрадной стадии образует сильную складчатость, что препятствует экзоцитозу пузырьков Гольджи, несущих гликопротеины гликокаликса. Когда позднее, на средней тетрадной стадии, на всех внеапертурных участках поверхности микроспоры плазмалемма образует периодические инвагинации, определяющие местоположение колумелл, предапертурные складчатые участки расправляются и оказываются «лысыми», т. е. лишенными гликокаликса. Как показывают результаты исследования, в этих лишенных клеточного покрова местах эктэкзина представлена лишь тонким тектумом. У *Chamaedorea microspadix* мы не наблюдали четких признаков механизма, препятствующего отложению гликокаликса в области будущей дистальной борозды на ранней тетрадной стадии, однако уже при переходе к средней тетрадной стадии механизм торможения экзоцитоза становится очевидным: обширные периферические полости в дистальном районе микроспор перекрывают подход пузырьков Гольджи к строящейся спородерме. Таким образом, одна и та же цель — образование на плазмалемме сайтов, лишенных гликокаликса, — достигается у этих двух видов разными способами, что характерно для онтогенеза спородермы у разных видов (Gabarayeva, 2000).

К концу тетрадного периода у обоих видов формируется мембрана борозды, т. е. та часть эктэкзины, которая все же развивается в области будущей апертуры. Эти части эктэкзины у исследованных видов разные: у *Trevesia burckii* — тектум, а у *Chamaedorea microspadix* — подстилающий слой, хотя это различие вряд ли влияет на функцию апертуры. В этот же онтогенетический момент у микроспор обоих видов развивается эндэкзина, как показали результаты — весьма разная. Если у *Chamaedorea microspadix* эндэкзина вдоль всей поверхности микроспоры тончайшая, состоящая из 1—2 ламелл, заметных лишь в процессе развития, то у *Trevesia burckii* эндэкзина хорошо развита и состоит из двух слоев: ламеллятного и гранулярного, причем оба слоя утолщаются под апертурами, образуя онкус. Мы хотели бы обсудить это понятие. В своих ранних работах Л. А. Куприянова определяла онкус как утолщение интины, однако такая трактовка не получила однозначного признания в международном сообществе палинологов. В последнем справочнике по палинологическим терминам (см.: Glossary of Punt et al., 1994) дано очень осторожное определение термина «онкус» как линзовидной структуры, лежащей под апертурой и не выдерживающей ацетолиза. Такое определение — без указания принадлежности к слою спородермы — дано не случайно. Дело в том, что у многих видов это линзовидное образование состоит из пектинов (растительных слизей), полисахаридов, гемицеллюлоз, иногда — с небольшим добавлением материала интины, причем эта смесь веществ пересечена прерывистыми ламеллами эндэкзины. G. El-Ghazaly (1999) предложил различать внутренний и наружный онкус, и это мнение разделяется рядом палинологов, в частности Hesse (2000), который подчеркивает, что термин этот до сих пор является неустоявшимся. J. Rowley и J. Skvarla (2006) указывают, что онкус и интина часто отличаются по химическому составу и что в ряде случаев онкусы формируются до появления интины (как и происходит у *Trevesia*). Особенно важно для нас заключение по поводу развития онкуса у *Parietaria* (Seoane-Camba, Suárez-Cervera, 1986, с. 3164): «...вещество онкуса, по-видимому, теряет свою изначальную структуру и выглядит как жидкость в зрелых пыльцевых зернах. Поэтому мы не можем рассматривать его как интиновый слой спородермы. Он, скорее, может рассматриваться как своего рода камера, наполненная материалом, богатым липопротеинами». Это мнение, опубликованное еще в 1986 г., удивительным образом перекликается с нашими настоящими представлениями о развитии спородермы в целом как коллоидной системы (Gabarayeva, Hemsley, 2006; Hemsley, Gabarayeva, 2007) и о развитии онкуса у *Trevesia* из своего рода коллоидного «коктейля» гликопротеинов, липопротеинов и предшественников спорополленина — фенилпропаноидов и жирных кислот —

в линзовидном расширении периплазматического пространства под мембраной апертуры.

Световая микроскопия не показывает наличия типичной четкой эндоапертуры у *Trevesia burckii*, она слабо развита в центральной части и лучше — по краям, что, видимо, и явилось причиной того, что этот вид был выделен Д. Б. Архангельским в группу, лишенную эндоапертуры (Грушвицкий и др., 1984). Наши данные, полученные с помощью ТЭМ, показывают наличие прерывистостей слоя эндэкзины по обе стороны от борозды, но не под ней. Объясняется ли это редукцией эндоапертуры у этого вида в процессе эволюции, или же, наоборот, зарождением ее, сказать трудно. Различна у этих видов и интина: непрерывный фибриллярный слой у *Trevesia burckii*, утолщенный по краям эндоапертуры и развивающийся лишь под апертурой канальчатый слой у *Chamaedorea microspadix*.

Таким образом, при сравнительном анализе развития апертур у этих далеких друг от друга видов складывается впечатление, что черт сходства наблюдается гораздо меньше, чем различий. Однако это впечатление не однозначно. Различны сами апертуры этих видов, но не пути их развития. А целью данного исследования именно и было проследить и сравнить механизмы возникновения апертур на ультраструктурном уровне.

По нашему мнению, существуют общие закономерности развития апертур (как части спородермы), основанные на самом способе их возникновения. По нашей гипотезе (Gabarayeva, Hemsley, 2006; Hemsley, Gabarayeva, 2007), процесс развития гликокаликса — матрицы спородермы — происходит в периплазматическом пространстве микроспор путем самоорганизации коллоидного раствора гликопротеинов, являющихся поверхностно-активными веществами (ПАВ). При определенных концентрациях ПАВ образуют надмолекулярные агрегаты различной формы (сначала сферические, затем, при более высокой концентрации — цилиндрические, затем пластинчатые с просветом между пластинами, заполненным жидкостью, а также более сложные стереометрические фигуры). Эти образования на языке коллоидной химии получили название мицелл. Суть нашей гипотезы сводилась к тому, что несколько стадий в развитии спородермы (формирование матрикса примэкзины — гликокаликса, массовая аккумуляция спорополлениновой эмульсии в экзине в самом конце тетрадного и в посттетрадном периоде) осуществляются путем самоорганизации мицелл. Именно поэтому в развивающихся апертурах возникают ламеллы с центральными белыми линиями подстилающего слоя эктэкзины или эндэкзины (это пластинчатые бислойные мицеллы, разделенные промежутком, видимым в трансмиссионном электронном микроскопе как «белые линии»), гранулы (это сферические мицеллы) и никогда не возникают колумеллы (это цилиндрические мицеллы гликокаликса, а гликокаликс в апертурных районах не откладывается). Более того, интина, по всей вероятности, тоже строится на основе мицелл, и радиально направленные каналы интины у *Chamaedorea microspadix* (или, например, канальчатая интина у безапертурных п. з. представителей родов *Canna*, *Heliconia*, *Strelitzia, Globba, Crocus* — см. обзор Furness, Rudall, 1999) возникают на основе цилиндрических мицелл (подобно колумеллам или полым колумеллам — альвеолам экзины). Закономерности возникновения последовательных мицеллярных стадий (их называют мезофазами) носят универсальный характер и приводят к появлению ограниченного набора основных структур (сферы, цилиндры, двуслойные пластины и их пачки), что, в свою очередь, выражается в появлении гранул, колумелл или альвеол, отдельных ламелл или их скоплений. Как ни странно на первый взгляд, все многообразие структуры экзины в природе появляется, в сущности, на основе этих трех-четырех основных элементов.

Заключение

У обоих исследованных видов — *Trevesia burckii* и *Chamaedorea microspadix* — в местах будущих апертур гликокаликс, на котором строится примэкзина, отсутствует. Этот принцип «запрета» на отложение матрикса примэкзины является универсальным и ключевым моментом в развитии апертур и реализуется у разных видов разными способами.

Как следствие этого, большинство слоев эктэкзины в области апертур отсутствует: у *Trevesia burckii* в мембране борозд остается лишь тектум, а у *Chamaedorea microspadix* — подстилающий слой. У *Trevesia burckii* в конце тетрадного периода появляется ламеллятная эндэкзина, ламеллы которой, пронизывая линзовидное расширение периплазматического пространства, заполненного гидрофильно-гидрофобной смесью, образуют утолщение в области апертур (онкус), а после распада тетрад формируется второй (гранулярный) слой эндэкзины. Этот второй, гранулярный слой утончается по обе стороны от борозды (но не под ней), что приводит к появлению нетипичной оры. У *Chamaedorea microspadix* эндэкзина очень тонкая, состоит из одной-двух ламелл, и в зрелых пыльцевых зернах неразличима.

Радиально-канальчатая интина у *Chamaedorea microspadix* появляется лишь в апертурной области. У *Trevesia burckii* интина образует непрерывный слой, утолщающийся лишь по обе стороны от борозд, где слой эндэкзины утончается. В целом п. з. *Trevesia burckii* можно охарактеризовать как бороздно-оровые с нетипичной, слабо выраженной орой.

Развитие апертур (как и межапертурных областей спородермы) у этих систематически далеких таксонов, несмотря на значительные различия в строении самих апертур, подчиняется общим закономерностям, основанным на свойствах коллоидных растворов образовывать различные мицеллярные системы путем самоорганизации. По всей видимости, ламеллятная эндэкзина и подстилающий слой эктэкзины образуются на основе пластинчатых мицелл, гранулярный слой эндэкзины — на основе сферических мицелл, а канальчатый слой интины — на основе цилиндрических мицелл.

Благодарности

Работа поддержана грантом Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-04-48534).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Габараева Н. И. Развитие экзины у *Michelia fuscata* (*Magnoliaeae*) в связи с изменениями цитоплазматических органелл микроспор и тапетума // Бот. журн. 1986 а. Т. 71. № 3. С. 311—322.

Габараева Н. И., Григорьева В. В. На стыке двух наук: развитие экзины как мицеллярной системы // Палинология: стратиграфия и геоэкология. 2008. Т. 1. С. 37—41.

Григорьева В. В., Габараева Н. И. Развитие оболочки пыльцевых зерен *Chamaedorea microspadix* Burret (*Arecaceae*) // Палинология: стратиграфия и геоэкология. 2008. Т. 1. С. 58—63.

Грушвицкий И. В., Скворцова Н. Т., Архангельский Д. Б., Чистякова Л. Д. Виды рода *Trevesia* (*Araliaceae*) во флоре Вьетнама // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 8. С. 1019—1029.

Тарасевич В. Ф. Ультраструктура пыльцевых зерен *Anthurium* (*Araceae*) в связи с систематикой // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 3. С. 314—324.

Тарасевич В. Ф. О положении семейства *Lemnaceae* в систематике цветковых растений по палинологическим данным // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 7. С. 259—265.

El-Ghazaly G. Development and substructures of pollen grains wall / M. Cresti, G. Cai, A. S. Moscatelli (eds). Fertilization in higher plants. Molecular and cytological aspects. Heidelberg. 1999. P. 175—200.

El-Ghazaly G., Rowley J. R. Microspore and tapetum development in *Echinodorus cordifolius.* Nordic J. Bot. 1999. Vol. 19. P. 101—120.

Ferguson I. K., Harley M. M. The significance of new and recent wotk on pollen morphology in the *Palmae* // Kew Bull. 1993. Vol. 48. N 2. P. 205—243.

Furness C. A., Rudall P. Inaperturate pollen in monocotyledons // Int. J. Plant Sci. 1999. Vol. 160. N 2. P. 395—414.

Gabarayeva N. I. Patterns of development in primitive angiosperm pollen / S. Blackmore, S. H. Barnes (eds). Pollen spores: patterns of diversification. Oxford, 1991. P. 257—268.

Gabarayeva N. I. Principles and recurrent themes in sporoderm development / M. M. Harley, C. M. Morton and S. Blackmore (eds). Pollen and spores: morphology and biology. Kew, 2000. P. 1—17.

Gabarayeva N. I., Hemsley A. R. Merging concepts: the role of self-assembly in the development of pollen wall structure // Rev. Paleobot. Palynol. 2006. Vol. 138. P. 121—139.

Harley M. M. Occurrence of simple, tectate, monosulcate or trichotomosulcate pollen grains within the *Palmae* // Rev. Palaeobot. Palynol. 1990. Vol. 64. P. 137—147.

Hemsley A. R., Gabarayeva N. I. Exine development: the importance of looking through colloidal chemistry «window» // Pl. Syst. Evol. 2007. Vol. 263. P. 25—49.

Hesse M. Pollen wall stratification and pollination // Pollen and Pollination. Wien; New York, 2000. P. 1—18.

Punt W., Blackmore S., Nilsson S., Le Thomas A. Glossary of pollen and spore terminology // LPP Contributions Series No. 1, Utrecht, 1994. 71 p.

Rowley J. R. Dynamic changes in pollen wall morphology / I. K. Ferguson and J. Muller (eds). The evolutionary significance of the exine. Linn. Soc. Symp. Ser. N 1. 1976. P. 39—66.

Rowley J. R., Skvarla J. J. Pollen development in *Epilobium* (*Onagraceae*): late microspore stages (a review) // Rev. Palaeobot. Palynol. 2006. Vol. 140. P. 91—112.

Rowley J. R., Skvarla J. J., El-Ghazaly G. Transfer of material through the microspore exine — from the loculus into the cytoplasm // Can. J. Bot. 2003. Vol. 81. N 11. P. 1070—1082.

Seoane-Camba J. A., Suárez-Cervera M. On the ontogeny of the oncus in the pollen grain of *Parietaria officinalis* ssp. *judaica* (*Urticaceae*) // Can. J. Bot. 1986. Vol. 64. P. 3155—3167.

Weber M., Halbritter H., Hesse M. The spiny pollen wall in *Sauromatum* (*Araceae*) — with special reference to the endexine // Int. J. Plant Sci. 1998. Vol. 159. P. 744—749.

Weber M., Halbritter H., Hesse M. The basic pollen wall types in *Araceae* // Int. J. Plant Sci. 1999. Vol. 160. P. 415—423.

SUMMARY

Both species under study lack the glycocalyx in the sites of future apertures. As a consequence, most layers of the ectexine in apertures are missing. A lamellated endexine-1 forms in *Trevesia burckii* in the end of the tetrad period, being thickened under the aperture sites. After releasing from the tetrads, microspores form a granular endexine-2; in *Chamaedorea microspadix* the forming endexine is very thin and consists of 1—2 lamellae. The intine in *Trevesia burckii* forms all around the microspore, whereas in *Chamaedorea microspadix* the intine is channeled and appears under the aperture only. The development of the apertures in these remote taxa (as well as the development of interapertural regions), despite considerable differences in the structure of the apertures themselves, are subjects of general regularities, based most probably on the ability of colloidal solutions to form different micelle systems by self-assembly.

УДК 582.661.15 : 581.48

© **М. Н. Ломоносова**

МОРФОЛОГИЯ И УЛЬТРАСКУЛЬПТУРА ПОВЕРХНОСТИ СЕМЯН У ВИДОВ ПОДСЕМЕЙСТВА *SUAEDOIDEAE* (*CHENOPODIACEAE*)

M. N. LOMONOSOVA. MORPHOLOGY AND ULTRASCULPTURE THE SEED SURFACE IN THE SUBFAMILY *SUAEDOIDEAE* (*CHENOPODIACEAE*)

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: mlomonosova@mail.ru

Поступила 09.07.2008

Приведены оригинальные результаты исследования морфологии семян и ультраскульптуры семенной кожуры 46 видов родов *Suaeda*, *Bienertia*, *Borszczowia* и *Alexandra* подсем. *Suaedoideae* (*Chenopodiaceae*). Обнаружены два типа расположения зародыша в семени: плоская и улиткообразная спирали. Выявлены семь типов ультраскульптуры поверхности спермодермы, которые могут использоваться в таксономии подсемейства в качестве дополнительных диагностических признаков на родовом или секционном уровнях.

Ключевые слова: *Suaedoideae*, *Bienertia*, *Alexandra*, *Borszczowia*, *Suaeda*, плод, семя, зародыш, семенная кожура.

В состав подсем. *Suaedoideae* Ulbr. входят 4 рода, 2 из них монотипные (*Alexandra* Bunge и *Borszczowia* Bunge). Род *Bienertia* Bunge включает 2 вида, а род *Suaeda* Forssk. ex J. F. Gmel. содержит около 100 видов, распространенных почти на всех континентах. Однако такой состав подсемейства остается спорным. Некоторые авторы на основании данных молекулярно-филогенетических исследований включают роды *Borszczowia* (Schütze et al., 2003) и *Alexandra* (Kapralov et al., 2007) в род *Suaeda* в ранге секций. Таксономия рода *Suaeda* также чрезвычайно запутана из-за небольшого числа морфологических признаков, используемых для разграничения видов. До настоящего времени нет общепринятой системы рода. Поэтому возникла необходимость изучения строения семян с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) для поиска дополнительных маркеров.

В литературе поверхность семян представителей рода *Suaeda* традиционно используется как диагностический признак, но описывается лишь как «гладкая блестящая» или как «зернистая, точечная или сетчатая», без какой-либо дальнейшей детализации (Moquin-Tandon, 1840; Ильин, 1936; Грубов, 1966, и др.). Макро- и микроструктура поверхности семени до начала наших работ практически не была исследована. D. Metzing (1996) изучил структуру поверхности семени *S. maritima* (L.) Dum. с помощью растрового электронного микроскопа и выявил мелкобугорчатую скульптуру поверхности клеток. Сведения по ультраскульптуре семенной кожуры 8 видов рода *Suaeda* из секции *Brezia* (Moq.) Volk. получены с помощью СЭМ (Freitag, Lomonosova, 2003; Lomonosova et al., 2008).

Задачей данного исследования являлось изучение морфологии семян и скульптурных особенностей поверхности спермодермы для выявления возможности использования этих признаков в систематике и таксономии подсем. *Suaedoideae*. В статье приводятся сведения по морфологии семян и ультраскульптуре семенной кожуры 46 видов из 4 родов этого подсемейства.

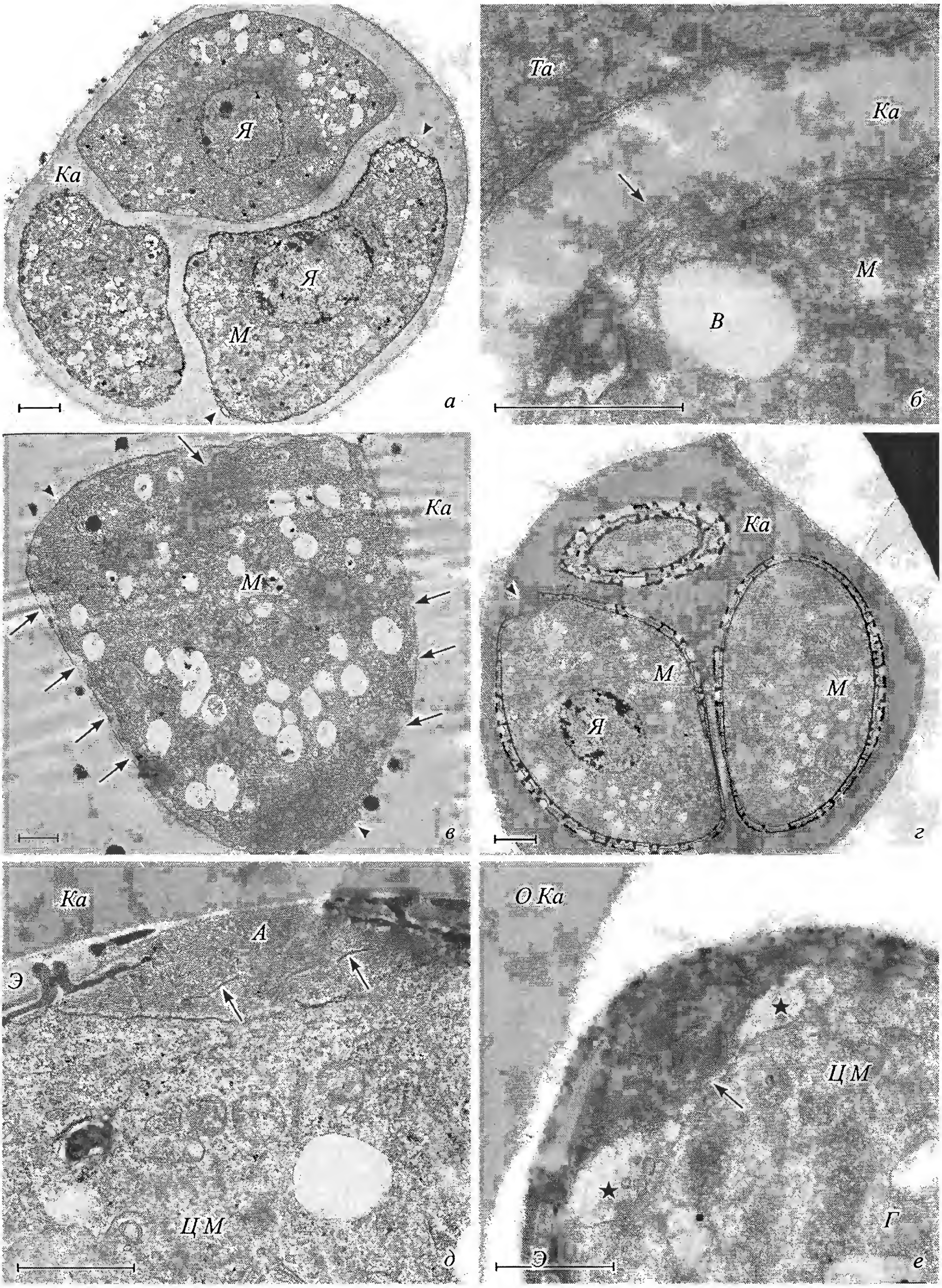


Таблица I. Развитие апертур у *Trevesia burckii* в тетрадном периоде.

а — ранняя тетрада, места будущих апертур слегка намечены (головки стрелок); *б* — место будущей апертуры при большом увеличении (ломасомы — стрелка); *в* — средняя тетрадная стадия, периодические инвагинации плазмалеммы (стрелки). Места будущих апертур (головки стрелок); *г* — поздняя тетрада, линзовидное место будущей апертуры (головка стрелки); *д* — эктэкзина в средней части формирующейся апертуры прерывается, под ней — первые ламеллы эндэкзины (стрелки); *е* — распадающаяся тетрада, субмедианный срез борозды, ламеллы эндэкзины-1 в электронно-плотном периплазматическом пространстве (онкус — стрелка), маргинальные электронно-прозрачные области — места инициального отложения эндэкзины-2 (звездочки). *А* — апертурный район, *В* — вакуоль, *Г* — пачки Гольджи, *Ка* — каллоза, *М* — микроспора тетрады, *О Ка* — остатки каллозы, *Та* — тапетум, *Ц М* — цитоплазма микроспоры, Э — эктэкзина, *Я* — ядро. Масштабная линейка, мкм: *а, г* — 2; *б, в, е* — 1.

К с. 730

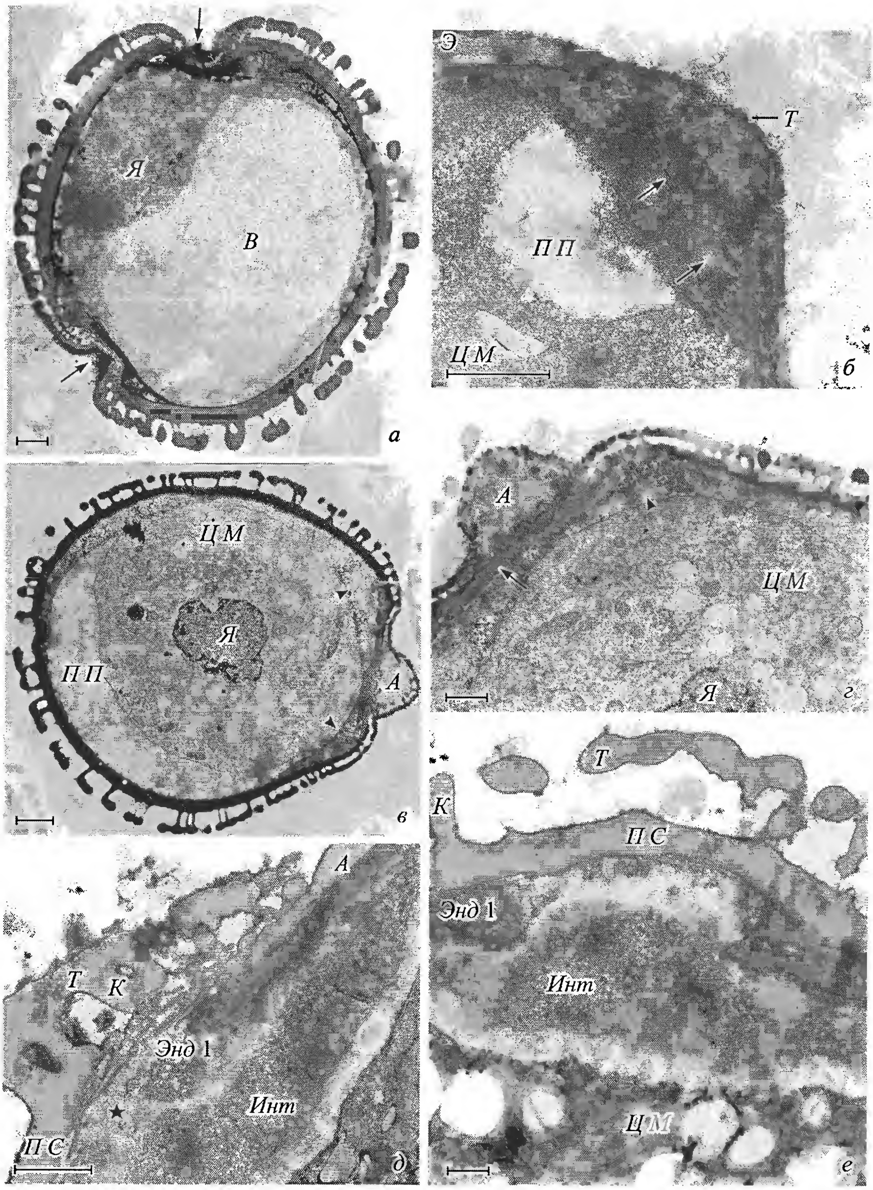


Таблица II. Развитие апертур *Trevesia burckii* в посттетрадном периоде.

а — молодая свободная микроспора на стадии вакуолизации, апертуры указаны стрелками; *б* — поперечный срез апертуры, апертура прикрыта лишь тектумом, сеть ламелл эндэкзины-1 (стрелки), под ней — место будущей эндэкзины-2; *в* — свободная микроспора после стадии вакуолизации, область апертуры эвагинирована (онкус); *г* — фрагмент *в* при большем увеличении, второй — гранулярный — слой эндэкзины (головка стрелки), ламеллятный слой указан стрелкой; *д* — край борозды поздней свободной микроспоры. Появляется фибриллярный слой интины, а эндэкзина в предапертурном районе, наоборот, прерывается (звездочка) и заполняется выпячиванием слоя интины; *е* — срез через утолщение интины, заполняющее промежуток в слое эндэкзины-2 (немедианный срез через ору). *А* — апертура, *Инт* — интина, *К* — колумелла, *П П* — периплазматическое пространство, *П С* — подстилающий слой, *Т* — тектум, *Энд 1* — эндэкзина-1. Остальные обозначения, как на табл. I. Масштабная линейка, мкм: *а, в* — 2; *б, г—е* — 1.

К с. 730

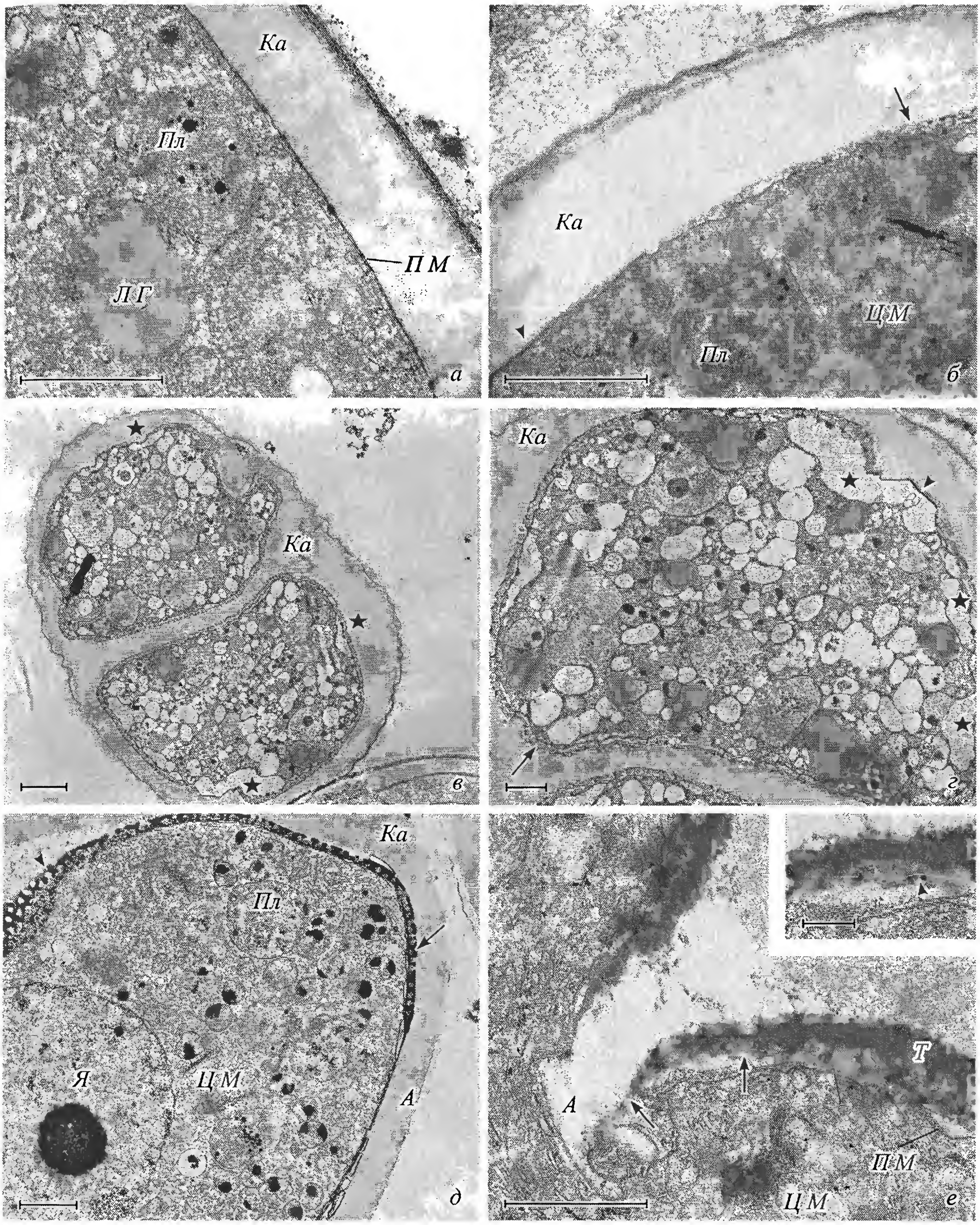


Таблица III. Развитие апертур *Chamaedorea microspadix* в тетрадном периоде.

а — ранняя тетрадная микроспора. Гликокаликс на поверхности плазмалеммы не выявляется; *б* — более продвинутая стадия, инициальный слой гликокаликса (стрелка) и его отсутствие в месте будущей дистальной апертуры (головка стрелки); *в* — средняя тетрадная стадия, появление дистальных инвагинаций плазмалеммы (звездочки); *г* — появление примэкзины вокруг микроспоры (стрелка), однако над инвагинациями плазмалеммы (звездочки) примэкзина отсутствует (головка стрелки); *д* — поздняя тетрада, молодая эктэкзина (радиальный срез — стрелка, тангенциальный срез — головка стрелки) и дистальный апертурный район; *е* —апертура распадающейся тетрады, «белая линия» подстилающего слоя эктэкзины (стрелка), вставка в правом верхнем углу показывает увеличенный фрагмент *е*, где «белая линия» хорошо видна (головка стрелки). *Пл* — пластида, *П М* — плазматическая мембрана, *Л Г* — липидная глобула. Остальные обозначения, как на табл. I и II. Масштабная линейка, мкм: *а, б, г—е* — 1; *в* — 2; вставка к рис. *е* — 0.25.

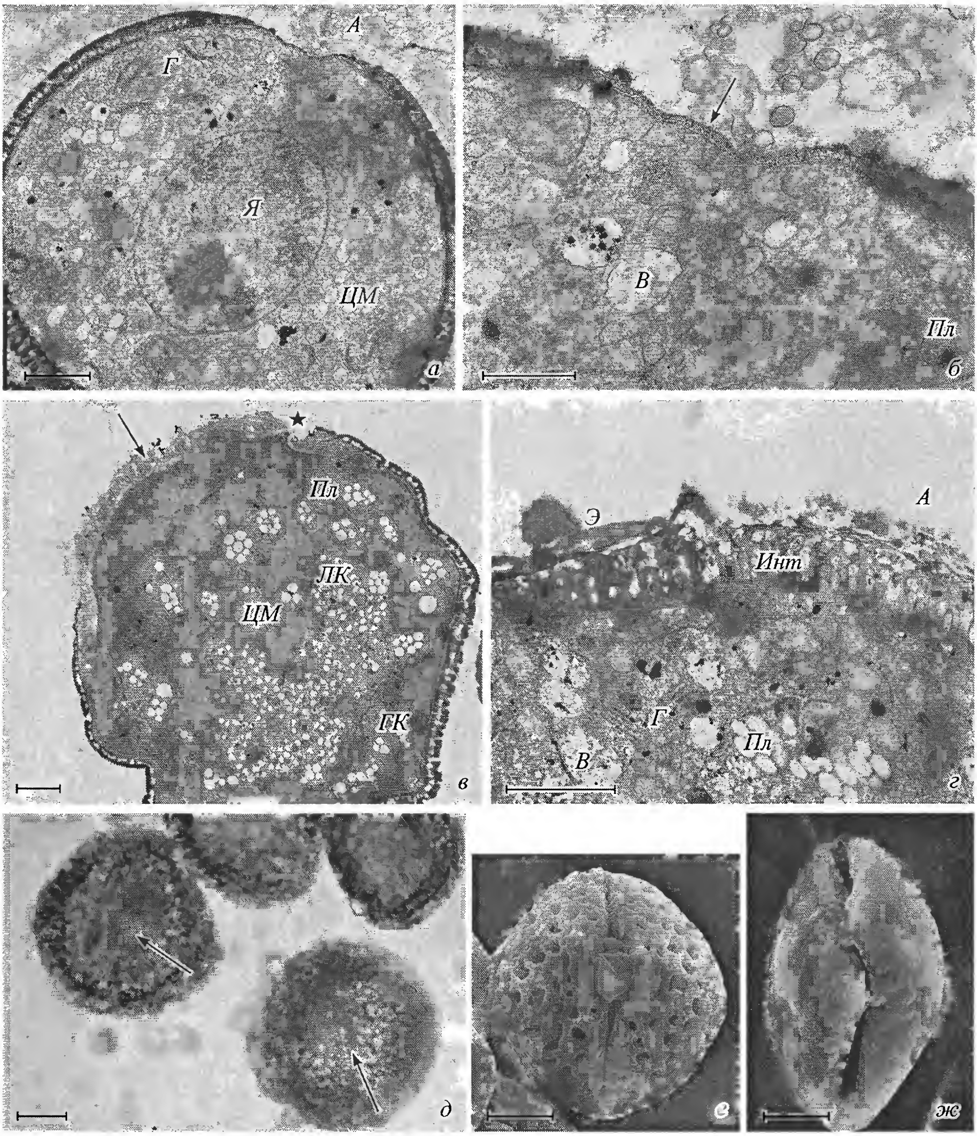


Таблица IV. Развитие апертур *Chamaedorea microspadix* в посттетрадном периоде (*а—г*) и общий вид пыльцевых зерен *Trevesia burckii* (*д, е*) и *Chamaedorea microspadix* (*ж*).

а — молодая свободная микроспора, апертура (*А*); *б* — увеличенный фрагмент *а*, апертура прикрыта подстилающим слоем эктэкзины и эндэкзиной; *в* — пыльцевое зерно с интиной в области дистальной апертуры (стрелка); *г* — апертурный район, интина имеет радиально-канальчатое строение; *д* — пыльцевые зерна (СМ). Хорошо видны борозды и гораздо хуже — перпендикулярные им оры, узкие в центре и расширяющиеся по бокам (белые стрелки); *е* — общий вид п. з. с крупносетчатой скульптурой (СЭМ); *ж* — общий вид п. з. с мелкосетчатой скульптурой (СЭМ). *ГК* — горбушечный срез через генеративную клетку. Остальные обозначения, как на табл. I и III. Масштабная линейка, мкм: *а—г* — 2; *д—ж* — 10.

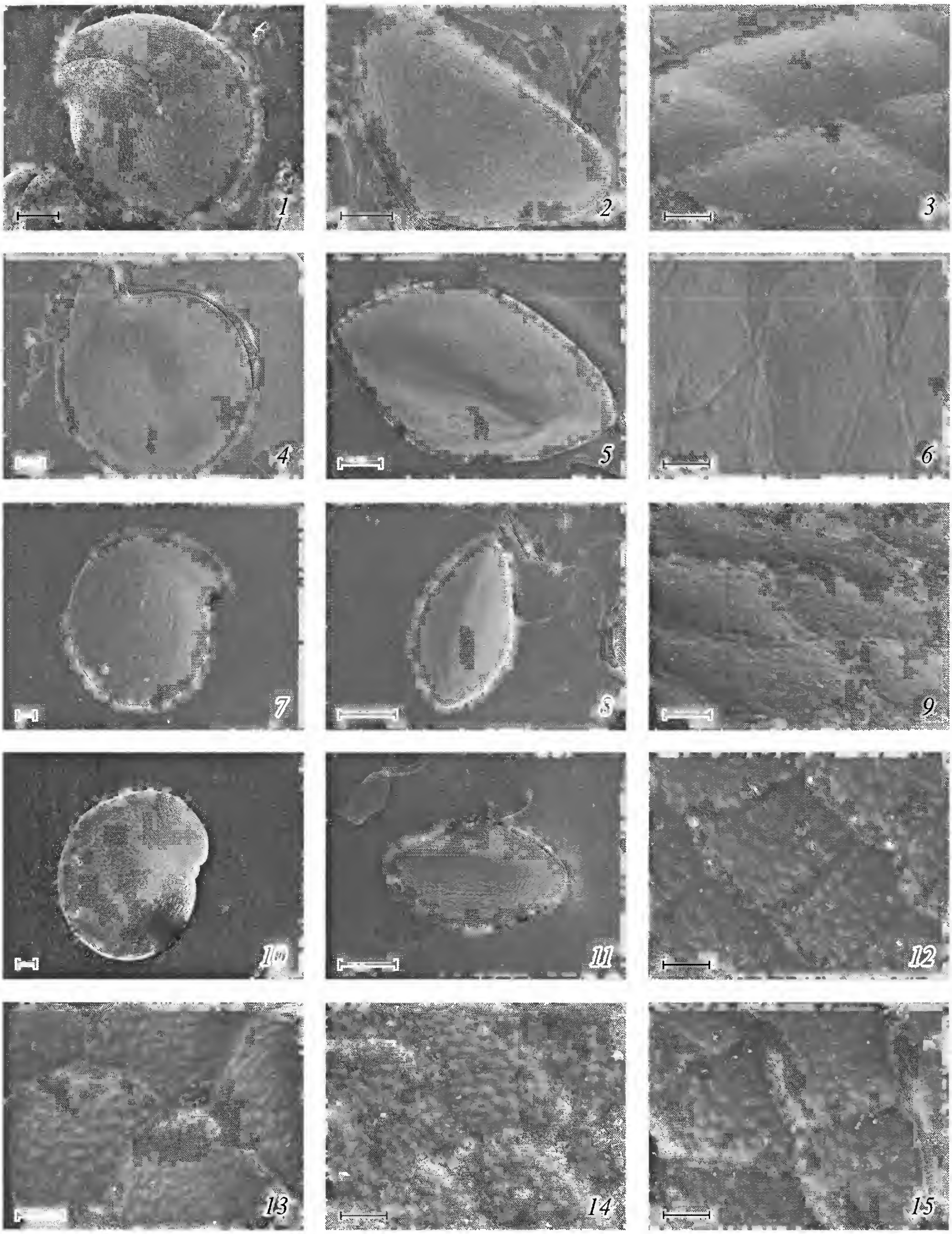


Таблица I. Общий вид и ультраскульптура поверхности семян видов родов *Bienertia*, *Borszczowia*, *Alexandra*, *Suaeda*.

1—3 — *Bienertia cycloptera*; *4—6* — *Borszczowia aralocaspica*; *7—9* — *Alexandra lehmannii*; *10—12* — *Suaeda tschujensis*; *13* — *S. arctica*; *14* — *S. corniculata* s. str.; *15* — *S. corniculata* subsp. *mongolica*. *1*, *4*, *7*, *10* — общий вид семян с боковой стороны; *2*, *5*, *8*, *11* — общий вид семян со стороны спинки; *3*, *6*, *9*, *12—15* — фрагменты ультраскульптуры спермодермы. Масштабные линейки, мкм: *1*, *2*, *4*, *5*, *8*, *11* — 300; *7*, *10* — 100; *3*, *6*, *9*, *12—15* — 10.

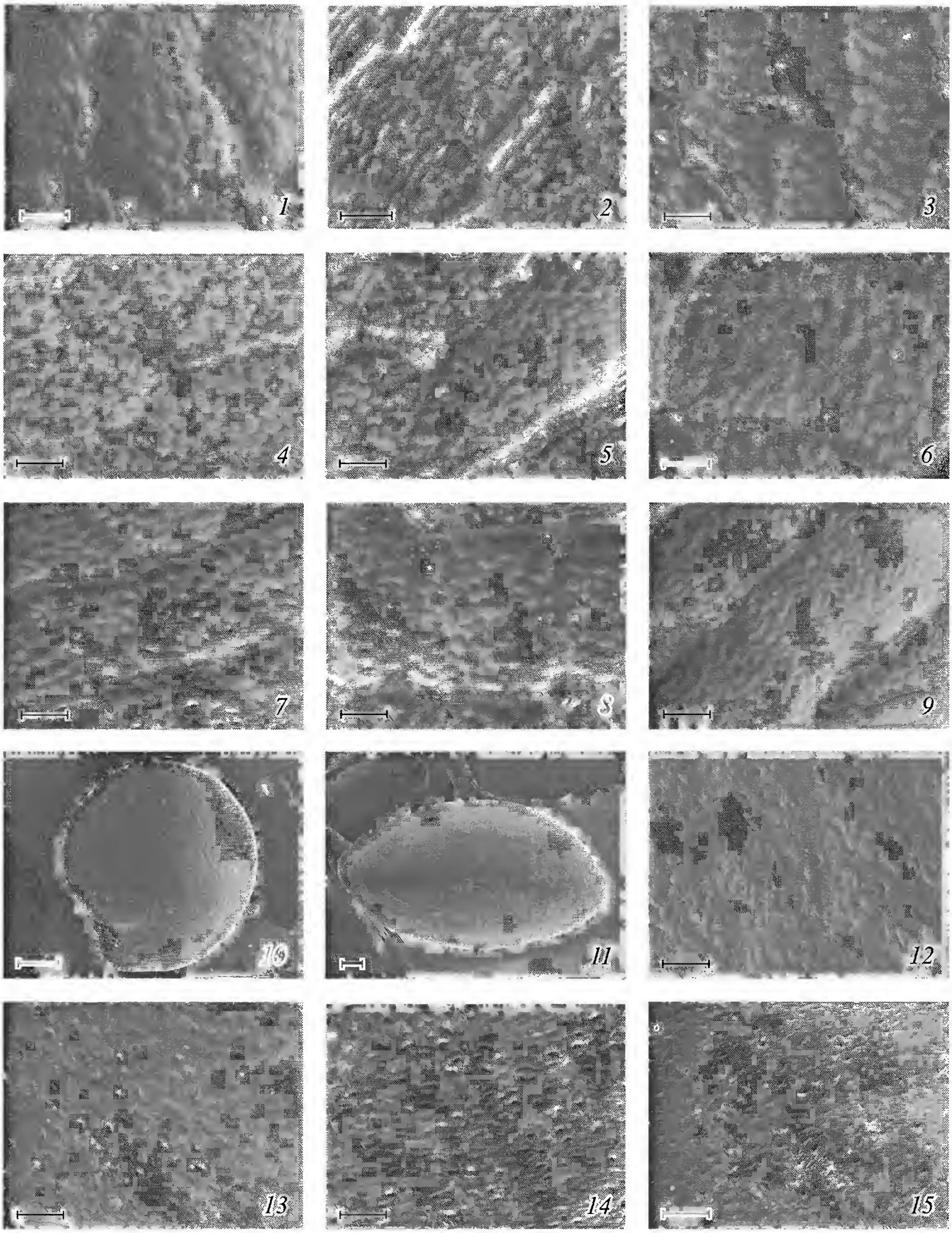


Таблица II. Общий вид и ультраскульптура поверхности семян видов рода *Suaeda*.

1 — *S. heterophylla*; *2* — *S. olufsenii*; *3* — *S. stellatiflora*; *4* — *S. salsa*; *5* — *S. kulundensis*; *6* — *S. kulundensis* var. *macrocarpa*; *7* — *S. maritima*; *8* — *S. tuvinica*; *9* — *S. calceoliformis*; *10—12* — *S. sibirica*; *13* — *S. pannonica*; *14* — *S. crassifolia*; *15* — *S. heteroptera*. *1—9*, *12—15* — фрагменты ультраскульптуры спермодермы; *10* — общий вид семени с боковой стороны; *11* — общий вид семени со стороны спинки. Масштабные линейки, мкм: *10* — 300; *11* — 100; *1—9*, *12—15* — 10.

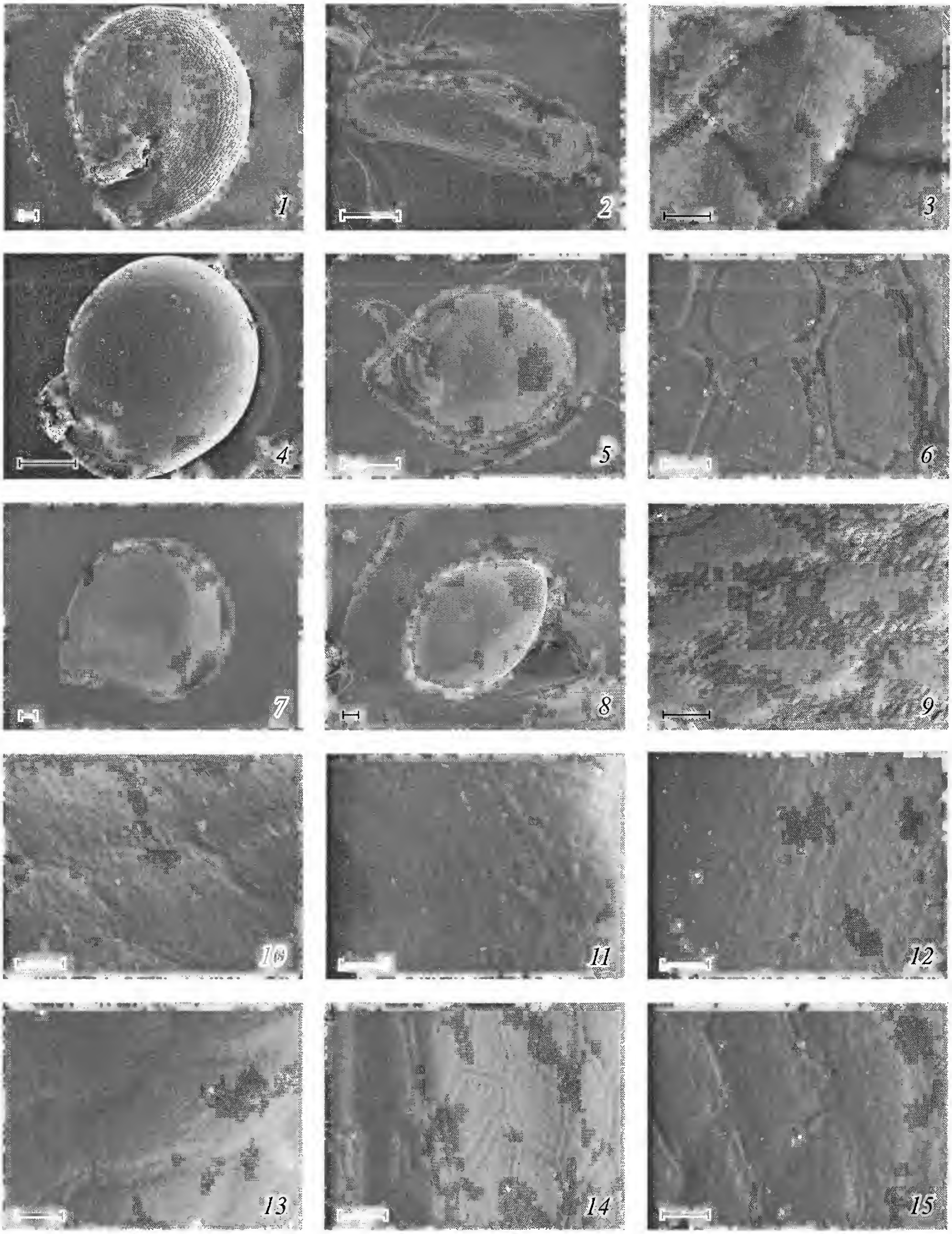


Таблица III. Общий вид и ультраскульптура поверхности семян видов рода *Suaeda*.

1—3 — *S. przewalskii*; *4—6* — *S. vera*; *7—9* — *S. kareliniana*; *10* — *S. culcullata*; *11* — *S. pygmaea*; *12* — *S. turkestanica*; *13* — *S. splendes*; *14* — *S. microsperma*; *15* — *S. acuminata*. *1*, *4*, *7* — общий вид семени с боковой стороны; *2*, *8* — общий вид семени со стороны спинки; *5* — общий вид семени с брюшной стороны; *3*, *6*, *9—15* — фрагменты ультраскульптуры спермодермы. Масштабные линейки, мкм: *2*, *4—5* — 300; *1*, *7—8* — 100; *3*, *6*, *9—15* — 10.

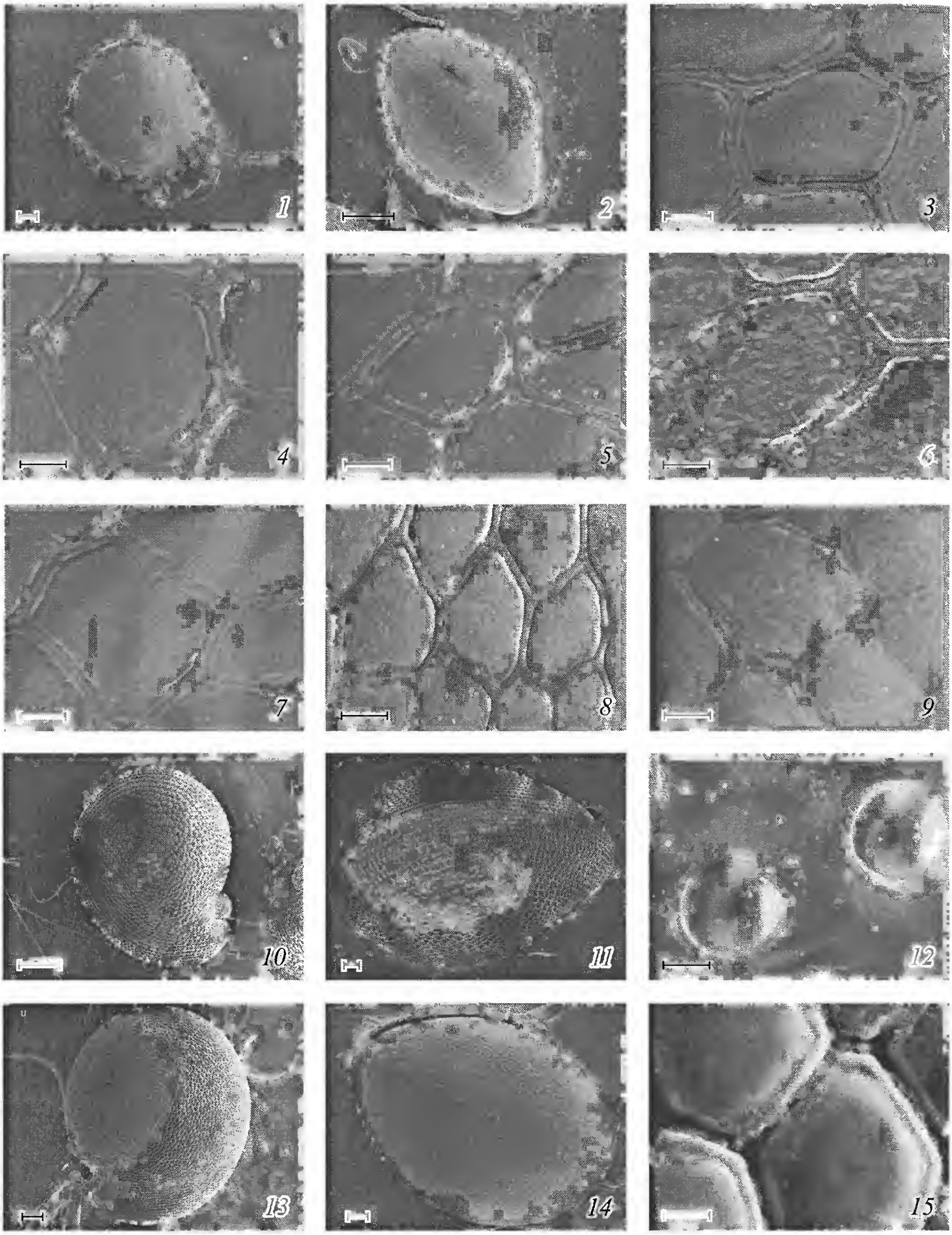


Таблица IV. Общий вид и ультраскульптура поверхности семян видов рода *Suaeda*.

1—3 — *S. arcuata*; *4* — *S. altissima*; *5* — *S. rigida*; *6* — *S. dendroides*; *7* — *S. taxifolia*; *8* — *S. fruticosa*; *9* — *S. microphylla*; *10—12* — *S. linifolia*; *13—15* — *S. glauca*. *1*, *10*, *13* — общий вид семени с боковой стороны; *2*, *11*, *14* — общий вид семени со стороны спинки; *3—9*, *12*, *15* — фрагменты ультраскульптуры спермодермы. Масштабные линейки, мкм: *2*, *10* — 300; *13* — 200; *1*, *11*, *14* — 100; *3—9*, *12*, *15* — 10.

Материал и методика

Материалом для исследования служили зрелые семена растений, собранные автором в природе или хранящиеся в Гербарии Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NS, г. Новосибирск), а также гербарные коллекции Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE, Санкт-Петербург), Научно-производственного объединения «Ботаника» (TASH, г. Ташкент, Узбекистан), Университета г. Кассель (KAS, Германия), Музея естественной истории (W, г. Вена, Австрия) и Венского университета (WU, там же). Размеры семян измеряли под бинокулярным микроскопом МБС-1 с применением окулярной микрометрической линейки. Внешний вид семян и ультраскульптуру спермодермы изучали под сканирующим электронным микроскопом LEO-200. Семена наклеивали клеем «Момент» на алюминиевые столики под микроскопом МБС-1 и ориентировали в двух положениях: с боковой (латеральной) и спинной (дорсальной, спинка-антирафе). Напыление производили в вакууме порошком графита. Для получения сравнимых результатов детали строения сканировали в одной морфологической зоне (рис. 1, *1*). Общую морфологию семян изучали при увеличении ×100—300, в зависимости от размера семени; детали ультраскульптуры сканировали при увеличении ×5000.

СПИСОК ОБРАЗЦОВ ИССЛЕДОВАННЫХ ТАКСОНОВ[1]

Bienertia cycloptera Bunge ex Boiss.: [Казахстан]: Актюбинская губ., Темирский уезд, С. Никитин 2850, (LE*); Тургайская обл. и уезд, басс. р. Джюса, И. Крашенинников 5471 (LE); Тургайская обл., ст. Саксаульская, Н. Андросов 14 (LE).

Borszczowia aralocaspica Bunge: Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., 3 км южнее Актогая, М. Ломоносова 37 (NS*).

Alexandra lehmannii Bunge: [Казахстан], Тургайская обл. и уезд, окр. Бай-Конурских буроугольных копей, верховье р. Сюро, 1 VII 1914, И. Крашенинников (LE*).

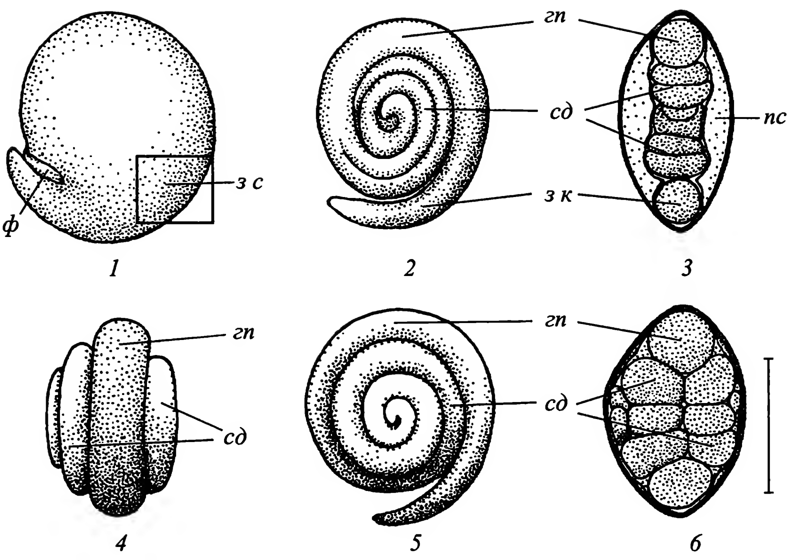
Suaeda Forssk. ex J. F. Gmel. (таксоны расположены согласно системе P. Schütze et al. (2003), кроме секции *Borszczowia* (Bunge) Freitag et Schütze, которая рассматривается в ранге рода).

Subgen. *Brezia* (Moq.) Freitag et Schütze.

Sect. *Brezia* (Moq.) Volk.: *S. albescens* Lázaro: Portugal, Algarve prov. Ilha de Cabanas, F. Sales, I. Hedge 03/213 (KAS); *S. arctica* Jurtzev et Petrovsky: Западная Чукотка, восточное побережье Чаунской губы, близ устья р. Апапельхин, 4 VIII 1968, А. Коробков, В. Петровский (LE*, isotypus); *S. calceoliformis* (Hook.) Moq.: Canada, Nova Scotia, Cape Breton County, M. Williams 793 (NS*); Colorado, North Park, 31 VIII 1897. Osterhaut (NS); Montana, F. Lamon 229 (WU); *S. corniculata* (C. A. Mey) Bunge s. str.: Новосибирская обл., г. Карасук, М. Ломоносова 79 (NS*); Иркутская обл., Ольхонский р-н, Тажиранская степь, оз. Намиш-Нур, М. Ломоносова 289 (NS); Читинская обл., Ононский р-н, оз. Улан-Нур, 11 IX 2003, М. Ломоносова (NS); Республика Саха (Якутия), Амгинский улус, пос. Амга, Е. Николин 80 (NS); *S. corniculata* subsp. *mongolica* Lomon. et Freitag: Республика Бурятия, Джидинский р-н, пос. Белоозерск, М. Ломоносова 439 (NS*, holotypus); Баргузинский р-н, с. Суво, М. Ломоносова 445 (NS); Читинская обл., Забайкальский р-н, 10 км от пос. Харанор на пос. Даурия, М. Ломоносова 508 (NS); *S. crassifolia* Pall.: Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Курчумский р-н, д. Кальджир, М. Ломоносова 160 (NS*); Азербайджан, берег моря у ж.-д. ст. Насосная, М. М. и Е. М. Ильины 154 (LE); Iter Austro-Turkestanicum, о-в Челекен, E. Bobrov 2169 (LE); Туркестан, Бухарские владения, близ Фараба, 12 X 1901, Н. Андросов (LE); *S. heterophylla* (Kar. et Kir.) Bunge: Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Тарбагатайский р-н, д. Белая школа, М. Ломоносова 194 (NS*); Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Курчумский р-н, с. Дарственное, М. Ломоносова 112 (NS); *S. heteroptera* Kitagawa; Читинская обл., Краснокаменский р-н, оз. Хара-Нор, М. Ломоносова 517 (NS*); Иркутская обл., Балаганский уезд, долина р. Осы близ Усть-Осинского, Н. Мальцев 2368 (NS); Республика Бурятия, Баргузинский р-н, с. Суво, М. Ломоносова 446 (NS); Читинская обл., Забайкальский р-н, пос. Даурия, М. Ломоносова 509 (NS); Приморский край, Шкотовский р-н, пос. Шкотово, 19 IX 2003,

---

[1] Звездочкой обозначены гербарные образцы, с которых сделаны фотографии, помещенные в статье.



Общий вид семени и строение зародышей у представителей подсем. *Suaedoideae*.

1 — общий вид семени; *2* — общий вид зародыша, свернутого плоской спиралью; *3*, *6* — семя на продольном срезе; *4*, *5* — общий вид зародыша, свернутого конической спиралью. *1*—*3* — *Suaeda sibirica*; *4*—*6* — *S. altissima*, *гп* — гипокотиль; *з к* — зародышевый корень; *з с* — зона сканирования; *пс* — перисперм; *сд* — семядоли; *ф* — фуникулус. Масштабная линейка — 1 мм.

Н. Павлова (NS); Южно-Уссурийский край, бассейн Тумынгана, с. Кангуй, 26 VIII 1913, М. Черская (LE: тип *S. ussuriensis* Iljin); *S. kulundensis* Lomon. et Freitag: Курганская обл., Петуховский р-н, оз. Медвежье, М. Ломоносова 755 (NS*, holotypus); Новосибирская обл., Карасукский р-н, д. Троицкое, М. Ломоносова 79 (NS); *S. kulundensis* var. *macrocarpa* Lomon. et Freitag: Казахстан, Талды-Курганская обл., южная окраина с. Мотай, М. Ломоносова 51a (NS*); *S. linearis* (S. Elliott) Moq.: Massachusetts, Barnstable Harbor, Yarmouth, M. Fernald 452 (LE); *S. maritima* (L.) Dumort.: Friesland, SW-Seite des Jadebusens, Aussenwatt unmittelbar neben der Vareler Schleuse, H. Freitag 27103 (NS*, KAS); [США] Main, York county, Wells, Drake Island, F. Peterson 136 (NS); Maine, Wells, W. Deane 207 (LE*); *S. olufsenii* Pauls.: Россия, Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, 4 км ЮВ Кош-Агача, М. Ломоносова 241 (NS*); Киргизия, Центральный Тянь-Шань, Верхне-Нарымские сырты, урочище Кум-Тала, 23 VIII 1926, Р. Аболин (TASH); Кунь-Лунь, сев. предгорья хр. Русского, р. Мольджа, 15 VII 1890, Роборовский(LE); *S. pannonica* Beck: Austria, Burgenland, Neusiedler See, «Hölle», X 1995, J. Walter (KAS*); *S. patagonica* Speg: Argentinien, Patagonien, Prov. Chubit, peninsula Valděs, 9 II 2003, F.-G. Schröder (KAS); *S. prostrata* Pall.: Россия: Саратовская обл., р. Еруслан, д. Дьяковка, 7 км ниже устья р. Солянка, H. Freitag 28312 (KAS, дублет NS, isoepitypus); Новосибирская обл., Карасукский р-н, с. Троицкое, 9 IX 2001, М. Ломоносова (NS); Иркутская обл., пос. Усть-Ордынский, М. Ломоносова 285 (NS); Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Курчумский р-н, 20 км на ЮЮВ с. Дарственное, 11 IX 2001, М. Ломоносова (NS); *S. przewalskii* Bunge: Mongolia occidentalis, mont. Alaschan, N. M. Przewalskyi, 392 (LE*, isotypus); *S. salsa* (L.) Pall.: Курганскя обл., Петуховский р-н, оз. Медвежье, М. Ломоносова 753 (NS*); Астраханская обл., сев. часть г. Астрахань, М. Ломоносова 216 (NS, epitypus); Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Бородулихинский р-н, пос. Красный Аул, М. Ломоносова 206 (NS); там же, Тарбагатайский р-н, между пос. Тугыл и Тополевым Мысом, М. Ломоносова 187 (NS); E Crimea, S Kazanatip peninsula, Aktas'ke lake, H. Freitag 33243 (KAS); Romania: Black Sea coast S of Danube delta, X 2003, M. Fagaras (KAS); C. Romania, Kolozs, 27 IX 2003, O. Mile (KAS): *S. scabra* Lomon.: Казахстан, Курчумский р-н, шлейфы горы Караберик, М. Ломоносова 145 (NS*); *S. sibirica* Lomon. et Freitag: Иркутская обл., пос. Усть-Ордынский, М. Ломоносова 299 (NS*); Читинская обл., Ононский р-н, между оз. Цаган-Нор и стоянкой Буйлэсан, М. Ломоносова 482 (NS); Республика Тува, Эрзинский р-н оз. Дус-Холь, М. Ломоносова 366 (NS); *S. spicata* (Willd.) Moq.: Spain. Catalonia, Lower Ebro valley, P. Schütze ER308 (KAS); *S. stellatiflora* G. L. Chu: Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., 3 км южнее пос. Актогая, М. Ломоносова 41, 45 (NS*); *S. tschujensis* Lomon. et Freitag: Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, с. Чеган-Узун, М. Ломоносова 254 (NS*, holotypus); *S. tuvinica* Lomon. et Freitag: Республика Тува, Эрзинский р-н, оз. Шаранур, М. Ломоносова 360 (NS*); там же, оз. Тере-Холь, 15 VII 2000, Д. Шауло (NS).

Suaeda subgen. *Suaeda*

Sect. *Suaeda*: *S. vera* Forssk. ex J. F. Gmel.: [Египет] Alexandria, inter El-Meks et lacum Mariuticum, 25 V 1908, J. Bornmüller (WU*).

Sect. *Schoberia* (C. A. Mey.) Volk.: *S. acuminata* (C. A. Mey.) Moq. s. l.: Астраханская обл., пос. Красные Баррикады, М. Ломоносова 666а (NS*); Волгоградская обл., г. Волгоград, М. Ломоносова 662а (NS); Алтайский край, оз. Бурсоль, 5 X 1999, И. Красноборов (NS); Новосибирская обл., г. Карасук, М. Ломоносова 77 (NS*); Азербайджан, между ст. Дуран и Аляй, М. Ильин 169 (LE); Армения, Эчмиадзинский р-н, с. Ерасхаун, 5 XI 2005, Ж. Акопян (NS); Грузия, Тифлис, близ Арсенальной горы, 26 X 1919, Б. Шишкин (LE): *S. cucullata* Aellen: Turkey. A5 Corum, 20 km WSW Sungurlu, H. Freitag, Adigüzel 28726 (KAS, NS); *S. kareliniana* Fenzl: Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Курчумский р-н, 10 км на ЮЮВ с. Дарственное, М. Ломоносова 112 (NS*); *S. microsperma* (C. A. Mey.) Fenzl: Persia (Faristan), Niris, 6 X 1892, J. Bornmüller (LE*); Западный Устюрт, VIII 2000, Шоекубов (TASH); Южный Таджикистан, 10 км по шоссе Курган-Тюбе—Джили-Куль, Ю. Сосков 2648 (LE); Туркмения, Ashkhabad, D. Litwinow 688 (LE): Узбекистан, Кызыл-Кумы, Ташдынский р-н, 5 км на В от колхоза Карсак, Адылов 215 (TASH); Китай, Синьцзян-Уйгурская авт. обл., Джунгария, д. Саван, предгорье Тянь-Шаня, Ж. Ч. Цинь 188 (LE); *S. pygmaea* (Kar. et Kir.) Iljin: Songoriae: inter Usin-Bulak et Gorkoi piket, Karelin et Kiriloff 1874 (LE*, isotypus); *S. splendens* (Pourr.) Gren et Godr.: In Bulgariae orientalis, distr. Dobrudscha, Razin, 24 VII 1972, Janka (W*); SW Spain, Sevilla prov., N part of Isla Mayor, H. Freitag 27205b (KAS, NS); *S. turkestanica* Litv.: Таджикистан, дол. р. Вахш вблизи устья, Джиликульское лесничество, А. Пятаева 79 (TASH*).

Sect. *Salsina* Moq.: *S. aegyptiaca* Hasselq.: [Egypt], El Mahariq, Kharga oasis, 19 VIII 1967, M. Hussein, M. Mokhtar (W); *S. altissima* (L.) Pall.: Армения, Эчмиадзинский р-н, окр. Ерасхауна, 6 IX 2005, Ж. Акопян (NS*); Астраханская обл., г. Камызяк, М. Ломоносова 684 (NS); Iran, Prov. Azerbeidjan, Rezaieh-See, Sharif-Khaneh, 9—12 X 1948, E. Behboudl, P. Aellen (LE); Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Курчумский р-н, с. Куйгун, М. Ломоносова 106 (NS); Китай, Джунгария, Коктогай, Укагоу, Цинь 2262 (LE); там же, Эбинурская котловина, Джунгарские ворота, А. Юнатов 1415 (LE); Transcaspia, pr. Repetek, D. Litwinov 687 (LE, тип S. lipskyi Litv.); *S. arcuata* Bunge: Узбекистан, Навоийская обл., Конемехский р-н, Юго-Западный Кызылкум, южная подгорная равнина Кульджук-Тау, Д. Юсупова 7 (NS*); Новоийская обл., Конемехский р-н, Юго-Западный Кызылкум, Д. Юсупова 2 (TASH, дублет NS); Казахстан, долина р. Чу близ пос. Гуляевка, Б. Миронов 543 (TASH); *S. dendroides* (C. A. Mey.) Moq.: fl. Ural, D. Karelin (LE*); Азербайджанская ССР, Нахичеванская АССР, Н. Цвелёв, С. Черепанов 686 (LE); *S. fruticosa* Forskk. ex J. F. Gmel.: Alexandria, Hb. Fischer (LE*); *S. microphylla* Pall.: Узбекистан, Каракалпакский Устюрт, Восточный чинк, 10 C 1973, У. Пратов (TASH*); Армения, Эчмиадзинский р-н, пос. Ерасхаун, 6 IX 2005, Ж. Акопян (ERE, дублет NS); Казахстан, Бетпак-Дала, долина р. Чу, кол. Тан-Кудук, Б. Миронов 71 (TASH); там же, Центр. Фергана, Зап. Яз-Яванский массив, У. Пратов 148 (TASH); *S. monoica* Forssk. ex J. F. Gmel.: Pichavaram, A. Thanikaimoni 1401 (LE); *S. moquinii* (Torr.) Greene: Southern Texas, Neueces county, Corpus Christi, A. Heller 1827 (LE*); *S. pruinosa* Willk. et Lange: Алжир, с. Bogharc, солончак по уэду Nahar Oudssel, 14 VI 1968, В. Бочанцев (LE); *S. rigida* Kung et Chu: Кашгария, 16 км на запад от Марабаша, 7527 (LE*, isotypus); *S. taxifolia* (Standl.) Standl.: Southern California, Los Angeles county, Plaza del Rey, 10 VI 1902, LeRoy Abrams (LE*, котип).

Sect. *Schanginia* (C. A. Mey.) Volk.: *S. linifolia* Pall.: Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Тарбагатайский р-н, д. Белая Школа, М. Ломоносова 194 (NS*); *S. paradoxa* Bunge: Бухарские владения, ж.-д. ст. Фараб, Н. Андросов 4363 (LE).

S. glauca (Bunge) Bunge: Приморский край, пос. Шкотово, устье р. Шкотовки, 4 X 2003, В. Нечаев (NS*).

Названия видов приведены в соответствии с работами P. Schütze et al. (2003), H. Freitag, M. Lomonosova (2006), M. Lomonosova et al. (2008). Изучены представители большинства признаваемых в настоящее время надвидовых таксонов подсем. *Suaedoideae* кроме монотипной секции *Physophora* Iljin рода *Suaeda*.

Для описания скульптуры использовали терминологию, предложенную в ряде работ (Bartlott, 1981; Stearn, 1983; Boesewinkel, Bouman, 1984).

Результаты и обсуждение

У представителей подсем. *Suaedoideae* плод имеет очень тонкий перикарпий и окружен, как правило, пятью листочками околоцветника, в разной степени сросшихся друг с другом. В данном подсемействе широко распространена гетерокарпия,[2] обнаруженная нами в родах *Bienertia*, *Borszczowia* и *Alexandra*, а также в секциях *Brezia*, *Salsina*, *Schanginia* и *Schoberia* рода *Suaeda*. На одном растении встречаются два типа плодов, различающихся строением перикарпия и спермодермы, а также периодом покоя. Плоды первого типа имеют тонкий, легко отделяющийся перикарпий, семена от линзовидной до округлой формы и твердую спермодерму, содержащую меланин, вследствие этого семена имеют черную или красно-коричневую окраску. Прорастают такие семена после периода покоя или скарификации. Плоды второго типа, плоские по форме, имеют тонкий перикарпий, при высушивании плотно прилегающий к тонкой, светло-окрашенной спермодерме, и проступающий сквозь нее зародыш. Такие семена в лабораторных условиях прорастают быстро, через 2—4 дня после смачивания водой. Оригинальную морфологию промежуточного типа имеют плоды *Suaeda przewalskii* (табл. III, *1*, *2*). Плоская форма плодов второго типа и перикарпий, очень плотно прилегающий к семени, сочетается у этого вида с твердой, черной или темно-коричневой спермодермой, характерной для плодов первого типа.

Морфология семян с твердой спермодермой может быть использована для целей таксономии и охарактеризована в данной работе.

Общая морфология семян

Размеры семян у изученных представителей колеблются в пределах от 0.5 до 2.5 мм в диам. Самые крупные семена, свыше 2 мм в диам., имеют *Borszczowia aralocaspica* и *Suaeda kulundensis* var. *macrocarpa*; самые мелкие, от 0.5 до 1 мм, *Alexandra lehmannii*, *Suaeda arcuata*, *S. heterophylla*, *S. microsperma*, *S. olufsenii*, *S. stellatiflora*, *S. tschujensis*; семена от 1.31 до 2.0 мм в диам. имеют *Bienertia cycloptera*, *Suaeda altissima*, *S. glauca*, *S. linifolia*, *S. paradoxa*, *S. przewalskii*, *S. tuvinica*. Остальные виды, как правило, имеют семена от 1.1 до 1.5 мм в диам.

Семена *Suaedoideae* асимметричные, с боковой стороны более или менее округло-почковидные или округлые. Область микропиле и апекса зародышевого корня часто выступает над общей поверхностью семени в виде «клювика», который хорошо выражен у одних видов (табл. I, *4*, *7*) или присутствует в виде небольшого бугорка у других (табл. I, *10*; IV, *1*, *13*). У семян обычно сохраняются остатки тканей фуникулуса (табл. I, *1*, *4*, *7*, *10*; II, *10*; III, *1*, *4*, *5*, *7*; IV, *1*, *10*, *13*). Семена со стороны спинки в разной степени сжатые, в очертании плоско-выпуклые (табл. I, *2*); плоские, в форме таблетки, со слабо выпуклыми боковыми сторонами (табл. III, *2*); линзовидные (табл. I, *5*, *8*, *11*; II, *11*); овальные или почти округлые, с сильно выпуклыми боковыми сторонами (табл. III, *5*, *8*; IV *2*, *11*, *14*). Форма семени определяется, в первую очередь, строением спирального зародыша, который полностью сформирован, дифференцирован на две семядоли, на апекс побега и зародышевый корень, и занимает почти всю или бóльшую часть семени (рис. 1, *3*, *6*).

Начиная с работы C. Moquin-Tandon (1835), отмечалось, что зародыш у представителей подсем. *Suaedoideae* свернут плоской спиралью (embryo plano-spiralis), тогда как для подсем. *Salsoloideae* Ulbr. характерен конический улиткообразный зародыш (embryo conico-spiralis—cochleatus). В дальнейшем способ размножения зародыша в семени был использован многими авторами для разграничения данных таксонов (Fenzl, 1852; Крылов, 1930; Ulbrich, 1934; Ильин, 1936; Zhu et al., 2003, и др.).

---

[2] Термин геторокарпия мы принимаем вслед за В. Ф. Войтенко (1989), широко включая в него гетероспермию.

Однако этот признак не является абсолютным. Так, было отмечено (Kadereit et al., 2003), что среди «salsoloids» обнаружены представители с зародышем, свернутым в плоскую спираль, как например у *Anabasis* и *Goraninowia*.

Нами было выявлено, что упаковка зародыша в виде плоской спирали (рис. 1, *2*), когда семядоли плотно прилегают друг к другу и свернуты вместе с гипокотилем в одной плоскости, характерна не для всех представителей подсем. *Suaedoideae*, а встречается только в подроде *Brezia* рода *Suaeda* и у *Bienertia cycloptera*. Перисперм у таких семян, как правило, хорошо выражен (рис. 1, *3*). Зародыш остальных представителей упакован в семени двумя спиралями, когда каждая семядоля свернута автономно, по обеим сторонам от гипокотиля, что придает зародышу коническую (улиткообразную) форму (рис. 1, *4*, *5*). Перисперм у зрелых семян с данной формой упаковки зародыша, как правило, отсутствует (рис. 1, *6*), реже имеется в виде очень тонкого слоя. Семена с коническим зародышем имеют более выпуклую форму (эллипсоидальную или почти шарообразную) по сравнению с семенами с плоской упаковкой зародыша, имеющими в подавляющем большинстве линзовидную форму. Исключение составляет *Suaeda przewalskii*, семена которой имеют таблетковидную форму с плоским зародышем и очень скудным периспермом.

Таким образом, форма семени у представителей подсем. *Suaedoideae* в значительной степени зависит от характера упаковки зародыша и наличия перисперма. Тип спиралевидного зародыша, плоский или конический (улиткообразный), является дополнительным таксономическим маркером, подтверждающим правомерность разделения рода *Suaeda* на два подрода (Schütze et al., 2003).

Ультраскульптура поверхности семян

При характеристике поверхности семенной кожуры часто используется классификация, в которой выделены первичная, вторичная и третичная типы скульптур (Bartlott, 1981).

Первичная скульптура определяется общим очертанием клеток, которые у изученных нами видов могут быть изодиаметрические или удлиненные, в большинстве случаев от тетра- до гексагональной формы. Важную роль играет также степень кривизны наружной периклинальной стенки (НПС), которая может быть почти плоской, в разной степени выпуклой, или имеющей вид микропапиллы; антиклинальные стенки (АС), образующие границы клеток, погруженные, незаметные или возвышающиеся над поверхностью клетки в виде валика. Вторичная скульптура характеризуется микроморфологией НПС (почти гладкой или в разной степени бугорчатой или ямчатой). Воска, которые обычно характерны для третичной скульптуры, очень редко встречаются у исследованных видов и не имеют таксономического значения. Нами изучены первичный и вторичный уровни ультраскульптуры, которые являются наиболее информативными для целей таксономии и систематики.

В подсем. *Suaedoideae* нами выявлено 7 основных типов ультраскульптуры поверхности спермодермы.

Тип Bienertia. Клетки спермодермы почти изодиаметрические, тетра- или пентагональные. НПС сильно выпуклые. АС прямые, погруженные. Вторичная скульптура не выражена. Характерен для *Bienertia cycloptera* (табл. I, *1—3*).

Тип Borszczowia. Клетки более или менее изодиаметрические, часто неправильной формы. АС погруженные прямые или слегка извилистые. НПС плоские, гладкие без выраженной вторичной скульптуры. Отмечен у *Borszczowia aralocaspica* (табл. I, *4—6*).

Тип Brezia. Клетки изодиаметрические, от тетра- до гексагональных. АС прямые, погруженные. НПС стенки в разной степени выпуклые, более или менее скульптурированные (табл. I, *10—15*; II; III, *1—3*). В пределах данного типа можно выделить три подтипа, отличающиеся степенью изогнутости и характером ультраскульптуры НПС. I подтип — НПС сильно выпуклые, мелкобугорчатые, выросты на поверхности НПС обращены наружу. АС глубоко погруженные (табл. I, *10—15*; II, *1—9*). Сетчатая скульптура поверхности семян заметна уже при небольшом увеличении. Кроме приведенных в таблице, данный подтип ультраскульптуры выявлен у следующих видов: *Suaeda albescens*, *S. linearis*, *S. patagonica*, *S. prostrata*, *S. scabra*. II подтип отличается от предыдущего слабой скульптурированностью НПС и выявлен только у *S. przewalskii* (табл. IV *3*). III подтип — НПС слабо выпуклые, мелкоямчатые, выросты НПС обращены внутрь, АС почти не погруженные, семена при небольшом увеличении выглядят почти гладкими (табл. II, *10—15*), отмечен также у *S. spicata* (Willd.) Moq.

Тип Schoberia. Клетки спермодермы вытянуты в продольном (тангенциальном) направлении, неправильной формы, гекса- реже тетрагональные или веретеновидные. АС погруженные, прямые или слабо изогнутые. НПС плоские или слабо выпуклые, обычно с выраженными ямками вдоль АС (вдоль регулярно ямчатые), на остальной поверхности почти гладкие или слабо ямчатые. Данный тип ультраскульптуры поверхности отмечен у представителей секции *Schoberia* (C. A. Mey.) Volk. (табл. III, *7—15*) и у *Alexandra lehmannii* (табл. I, *7—9*).

Тип Salsina. Клетки почти изодиаметрические, полигональные, обычно пента- или гексагональные, образующие характерную сотовидную поверхность семени. АС всегда отграничены от клетки хорошо выраженным валиком. Границы соседних клеток могут быть хорошо заметными (табл. IV, *9*), слабо заметными (табл. IV, *3*) или незаметными (табл. IV, *8*). НПС плоские, совершенно или почти гладкие. Данный тип поверхности характерен для монотипной секции *Suaeda* (табл. III, *6*) и для представителей секции *Salsina* Moq. (табл. IV, 3—9). Кроме представленных в таблице, изучен также у *Suaeda monoica*, *S. moquini*, *S. pruinosa*.

Тип Schanginia. Границы клеток незаметные. Вся поверхность семени регулярно покрыта бородавчатыми выростами НПС. Характерен для *S. linifolia* (табл. IV *10—12*) и *S. paradoxa*.

Тип Glauca. Поверхность семени имеет характерную таблитчатую (сотовидную) скульптуру, образованную изодиаметрическими, обычно гексагональными клетками. НПС плоские, гладкие, вдоль границ клеток с небольшим валиком. АС прямые, глубоко погруженные. Отмечен только у *S. glauca*, который включен в секцию *Schanginia* во всех известных системах рода *Suaeda* в том числе (Schenk, Ferren, 2001; Schütze et al., 2003).

Данные по анатомии семенной кожуры представителей подсем. *Suaedoideae* практически отсутствуют. А. А. Бутник (1991) указывает, что в сем. *Chenopodiaceae* семенная кожура образована обоими интегументами, экзотестально-эндотегминальная. Очень краткие сведения приведены ею только для *Suaeda arcuata*, у которой клетки экзотесты тонкостенные, а эндотегмена толстостенные.

В целом, особенности ультраскульптуры клеток экзотесты являются константными признаками отдельных секций рода *Suaeda* и большей частью согласуются с современной системой рода (Schütze et al., 2003). Сходство ультраскульптуры спермодермы в секции *Salsina* подтверждает обоснованность включения в нее секций *Limbogermen* Iljin, *Macrosuaeda* Tzvel., *Immersa* Townsend, которые принимаются некоторыми авторами в качестве самостоятельных секций (Schenk, Ferren, 2001).

Таким образом, признаки ультраскульптуры поверхности спермодермы могут являться дополнительными таксономическими признаками на уровне секции. Однако некоторые полученные факты свидетельствуют о том, что система рода *Suaeda* и всего подсем. *Suaedoideae* нуждается в корректировке. Так, сходство ультраскульптуры спермодермы у *Alexandra lehmanni* и у представителей секции *Schoberia* рода *Suaeda* говорит об их возможном близком родстве, что было выявлено также на основе молекулярно-генетического анализа (Kapralov et al., 2006). Секция *Schanginia* рода *Suaeda* является, несомненно, полиморфной группой, и включение в нее *Suaeda glauca* не оправдано; этот вид хорошо отличается от других представителей данной секции не только по строению семенной кожуры, но и по другим признакам, таким как форма листьев и околоцветника, поэтому положение его в системе рода *Suaeda* требует уточнения.

Выявленное сходство по строению ультраскульптуры спермодермы монотипной секции *Suaeda* и секции *Salsina*, видимо, свидетельствует о параллельном развитии данного признака у этих хорошо обособленных таксонов.

Характер ультраскульптуры спермодермы в секции *Brezia* имеет значение в качестве дополнительного диагностического признака при разграничении некоторых близкородственных видов.

Благодарности

Автор признателен Ж. А. Акопян (Институт ботаники НАН, г. Ереван), Е. Николину (г. Якутск), Н. С. Павловой (БПИ ДВО РАН, г. Владивосток) и Д. Юсуповой (Научно-производственное объединение «Ботаника», г. Ташкент) за предоставленные гербарные образцы, Н. В. Прийдак за помощь в изготовлении рисунков, Я. Л. Лукьянову за помощь при работе на СЭМ.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 06-04-48778, 07-04-01414, 08-04-01021).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бутник А. А. Семейство *Chenopodiaceae* // Сравнительная анатомия семян. Л., 1991. Т. 3. С. 77—82.

Войтенко В. Ф. Гетерокарпия (гетеродиаспория) у покрытосеменных растений: анализ понятия, классификация, терминология // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 3. С. 281—296.

Грубов В. И. Маревые // Растения Центральной Азии. М.; Л., 1966. Вып. 2. 135 с.

Ильин М. М. Сем. Маревые — *Chenopodiaceae* // Фл. СССР. М.; Л., 1936. Т. 6. С. 2—354.

Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Томск, 1930. Вып. 4. 989 с.

Barthlott W. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects // Nord. J. Bot. 1981. Vol. 1. P. 345—355.

Boesewinkel F. D., Bouman F. The seed: structure // Embryology of angiosperms. Berlin, 1984. P. 567—610.

Fenzl E. Salsolaceae // Flora Rossica. Stuttgartiae, 1851. Vol. 3(2). P. 689—864.

Freitag H., Lomonosova M. Typification and identtity of *Suaeda crassifolia*, *S. prostrata* and *S. salsa*, three often confused species of *Suaeda* sect. *Brezia* (*Chenopodiaceae*) // Willdenowia. 2006. Vol. 36. P. 21—36.

Kadereit G., Borsch T., Weising K., Freitag H. Phylogeny of *Amaranthaceae* and *Chenopodiaceae* and the evolution of C_4 photosynthesis // Int. J. Plant Sci. 2003. Vol. 164. N 6. P. 959—986.

Kapralov M. V., Akhani H., Voznesenskaya E. V. et al. Phylogenetic relationships in the *Salicornioideae / Suaedoideae / Salsoloideae* s. l. (*Chenopodiaceae*) clade and a clarification of the phylogenetic position of *Bienertia* and *Alexandra* using multiple DNA sequence Datasets // Syst. Bot. 2006. Vol. 31. N 3. P. 571—585.

Lomonosova M., Brandt R., Freitag H. Suaeda corniculata (*Chenopodiaceae*) and related new taxa from Eurasia // Willdenowia. 2008 Vol. 38. N 1. P. 81—109.

Metzing D. Variabilität und Heteromorphismus der Samen von *Suaeda maritima* (L.) Dum. (*Chenopodiaceae*) // Abh. Naturw. Verein Bremen. 1996. Vol. 43. N 2. S. 369—395.

Moquin-Tandon C. H. B. A. Conspectus generum Chenopodearum // Ann. Sci. Nat. 1835. Ser. 2. Bot. P. 209—218.

Moquin-Tandon C. H. B. A. Chenopodearum monographica enumeratio. Paris, 1840. 182 p.

Schenk H. J., Ferren W. R. On the sectional nomenclature of *Suaeda* (*Chenopodiaceae*) // Taxon. 2001. Vol. 50. P. 857—873.

Stearn W. T. Botanical latin. London, 1983. 566 p.

Schütze P., Freitag H., Weising K. An integrated molecular and morphological study of the subfamily *Suaedoideae* Ulbr. (*Chenopodiaceae*) // Pl. Syst. Evol. 2003. Vol. 239. P. 257—286.

Ulbrich E. Chenopodiaceae // Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig; Berlin, 1934. 2 Aufl. Bd 16. S. 379—584.

Zhu G., Mosyakin S., Clements S. Chenopodiaceae // Flora of China. Beijing; St. Lois, 2003. Vol. 5. P. 351—413.

SUMMARY

Original results of a study of seed morphology and seed coat ultrasculpture of 46 species of *Suaeda*, *Alexandra*, *Borszczowia*, *Bienertia* of the subfamily *Suaedoideae* (*Chenopodiaceae*) obtained by means of scanning electron microscopy are given. Two types of embryo arrangement in a seed, namely flat and conic (cochlea-like) spiral, have been revealed. Seven types of the seed coat ultrasculpture used as additional taxonomic characters at generic, sectional or species levels have been distinguished.

УДК 581.163 + 582.5 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 5

© **А. С. Кашин, О. И. Юдакова, И. С. Кочанова,**
М. В. Полянская, А. Х. Миндубаева

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГАМЕТОФИТНОГО АПОМИКСИСА В СЕМЕЙСТВАХ *ASTERACEAE* И *POACEAE* (НА ПРИМЕРЕ ВИДОВ ФЛОРЫ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ)

A. S. KASHIN, O. I. YUDAKOVA, I. S. KOCHANOVA, M. V. POLYANSKAYA, A. H. MINDUBAEVA. THE DISTRIBUTION OF GAMETOPHYTIC APOMIXIS IN *ASTERACEAE* AND *POACEAE* (WITH SPECIES OF SARATOV REGION FLORA AS AN EXAMPLE)

Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
410012 Саратов, ул. Астраханская, 83
E-mail: kashinas@sgu.ru

Поступила 12.02.2008
Окончательный вариант получен 28.05.2008

Проведена диагностика способа репродукции природных популяций 11 видов злаков и 98 видов сложноцветных, произрастающих на территории Саратовской обл. Апомиксис установлен у 30 видов 16 родов: *Festuca gigantea*, *F. valesiaca*, *F. rubra*, *Poa angustifolia*, *P. nemoralis*, *P. pratensis*, *Hieracium largum*, *Pilosella echioides*, *Tragopogon dubius*, *Lactuca serriola*, *Scorzonera ensifolia*, *Chondrilla latifolia*, *C. canescens*, *Bidens frondosa*, *Xeranthemum annuum*, *Inula britannica*, *Jurinea cyanoides*, *J. arachnoidea*, *Galatella linosyris*, *Artemisia vulgaris*, *A. salsoloides*. Впервые данный способ воспроизведения отмечен для 19 видов и 7 родов. В разные периоды вегетации апомиктичные популяции характеризовались значительной изменчивостью соотношения апомиксиса и амфимиксиса. В одни годы у некоторых популяций доминировал апомиксис, а в другие они вели себя как половые. Обсуждаются вопросы о степени распространения апомиксиса среди покрытосеменных растений. Рассматриваются особенности системы семенного размножения злаков и сложноцветных, которые необходимо учитывать при выявлении апомиктичных форм.

Ключевые слова: апомиксис, амфимиксис, режимы цветения, семенная продуктивность популяции, *Asteraceae*, *Poaceae*.

ТАБЛИЦА 1

Распространение апомиксиса у покрытосеменных растений

Число апомиктичных			Авторы сводок
семейств	родов	видов	
39	105	282	Fryxell, 1957
43	Более 100	?	Поддубная-Арнольди, 1976
97	381	1112	Хохлов и др., 1978*
Более 35	?	Более 300	Hanna, Bachaw, 1987
35	126	406	Carman, 1995, 1997

Примечание. * Список С. С. Хохлова с соавт. (1978) по числу апомиктичных видов, родов и семейств так сильно отличается от прочих указанных в табл. 1 списков, потому что в него включены виды, у которых апомиксис встречается как в регулярной, так и в нерегулярной форме.

Несмотря на более чем 100-летнюю историю изучения апомиксиса, вопрос о широте и степени распространения этого явления у покрытосеменных растений до сих пор нельзя отнести к числу решенных. Попытки определить количество апомиктичных видов предпринимались неоднократно (табл. 1). Сравнение первого списка апомиктов, составленного P. Fryxell (1957) с последними сводками J. Carman (1995, 1997, 2000), показывает, что за прошедшие полвека количество видов, у которых зарегистрирован апомиксис, значительно увеличилось (с 282 до 406). Однако эти данные далеко не полностью отражают широту распространения апомиксиса у покрытосеменных растений. Основным методом диагностики апомиксиса является цитоэмбриологический анализ мужской и женской генеративных сфер, изучена эмбриология лишь около 20 % родов покрытосеменных (табл. 2) (Сравнительная.., 1981—1990; Кашин и др., 2007). Причем по каждому роду исследована меньшая часть принадлежащих к нему видов. Кроме того, по многим видам полученные данные явно недостаточны для определения способа репродукции популяции, поскольку исследовались единичные растения.

Основным препятствием на пути глобального мониторинга способа репродукции растений является отсутствие простых и надежных методов диагностики апомиксиса. В 1970—1987 гг. в Саратовском государственном университете проводились масштабные исследования, направленные на выявление апомиктичных форм во флоре бывшего СССР. Тем не менее полученные результаты можно рассматривать лишь как предварительные сведения о степени распространения апомиксиса у цветковых, так как вывод о способе репродукции популяций, как правило, основывался лишь на одном критерии — степени дефектности пыльцы (Хохлов и др.,

ТАБЛИЦА 2

Степень изученности цветковых растений цитоэмбриологическим методом

Ранг таксономической категории	Количество		
	всего (по: Тахтаджян, 1987)	эмбриологически изученных	
		(по: Сравнительная.., 1981—1990)	доля, %
Семейство	533	410	76.9
Род	13000	2800	21.5

ТАБЛИЦА 3

Распространение апомиксиса
в семействах *Asteraceae* и *Poaceae*

Количество апомиктичных				Авторы сводок
Asteraceae		*Poaceae*		
родов	видов	родов	видов	
40	Не менее 178	65	Не менее 215	Хохлов и др., 1978
28	121	40	146	Carman, 1995, 1997

1978; Куприянов, 1989). К сожалению, этот показатель лишь косвенно указывает на возможность апомиксиса, так как снизить качество пыльцы способен целый ряд факторов, не имеющих отношения к апомиксису (Куприянов, 1989; Шишкинская, Юдакова, 2003).

Экспресс-методом диагностики автономного апомиксиса, при котором зародыш и эндосперм развиваются без оплодотворения, может служить сравнительный анализ семенной продуктивности популяции при различных режимах цветения: свободном опылении и беспыльцевом. Он позволяет быстро и эффективно определять способ репродукции у значительного количества природных популяций. Однако этот метод нельзя использовать для выявления псевдогамных форм, у которых оплодотворение полярных ядер является обязательным условием формирования полноценного эндосперма. Между тем, псевдогамия характерна для большинства апомиктичных видов такого важного семейства, как злаки. В этом случае вывести цитоэмбриологические исследования на популяционный уровень и значительно расширить их возможности способны ускоренные методы анализа женской генеративной сферы (Куприянов, 1989; Шишкинская и др., 2004).

Наибольшее количество апомиктичных видов и родов зарегистрировано в семействах *Poaceae* (40 видов и 146 вид) и *Asteraceae* (28 родов и 121 вид) (табл. 3) (Carman, 1995, 1997). Совокупно это составляет более половины от числа известных апомиктичных родов и 2/3 от числа известных апомиктичных видов цветковых растений. Диагностика способа репродукции у видов этих двух семейств флоры Саратовской обл. с использованием выше перечисленных методов позволила нам не только значительно пополнить список апомиктичных видов,[1] но и оценить роль апомиктичных видов в формировании видового разнообразия изученной территории.

Материал и методика

Материалом для исследования послужили растения естественных популяций 11 видов сем. *Poaceae* и 98 видов сем. *Asteraceae*, произрастающих на территории Саратовской обл. (табл. 4). Выбор объектов исследования производили случайным образом.

Диагностику апомиксиса в популяциях злаков проводили на основе результатов анализа структуры женских гаметофитов на разных стадиях развития. Для каждой

---

[1] В данном случае имеется в виду последняя сводка апомиктичных форм цветковых, которая составлена J. Carman (1995, 1997).

ТАБЛИЦА 4

Исследованные виды семейств *Poaceae* и *Asteraceae*

№ п/п	Вид	Способ репродукции	№ п/п	Вид	Способ репродукции
	Poaceae				
1	*Colpodium humile* (Bieb.) Griseb.	Половой	7	*F. gigantea* (L.)Vill.	Апомиктичный
2	*Elytrigia lolioides* (Kar. et Kir.) Nevski	»	8	*F. valesiaca* Gaud. s. l.	То же
3	*Melica nutans* L.	»	9	*Poa angustifolia* L.	» »
4	*Phleum phleoides* (L.) Karst. s. l.	»	10	*Poa pratensis* L.	» »
5	*Phleum pratense* L. s. l.	»	11	*Poa nemoralis* L. s. l.	» »
6	*Festuca rubra* L.	Апомиктичный			
	Asteraceae				
1	*Acroptilon repens* (L.) DC.	Половой	29	*C. brevirostris* Fisch. et Mey.	Апомиктичный
2	*Antennaria dioica* (L.) Gaertn.	»	30	*Cichorium intybus* L.	Половой
3	*Anthemis subtinctoria* Dobrocz.	»	31	*Cirsium esculentum* (Sier.) C. A. Mey.	»
4	*Arctium tomentosum* Mill.	»	32	*C. canum* (L.) All.	»
5	*A. lappa* L.	»	33	*C. arvense* (L.) Scop.	»
6	*Artemisia vulgaris* L.	Апомиктичный	34	*C. vulgare* (Savi) Ten.	»
7	*A. salsoloides* Willd.	То же	35	*Crepis tectorum* L.	»
8	*Aster bessarabicus* Bernh. ex Reichenb.	» »	36	*C. praemorsa* (L.) Tausch.	»
9	*Bidens tripartita* L.	» »	37	*C. sibirica* L.	»
10	*B. frondosa* L.	» »	38	*C. rhoeadifolia* Bieb.	»
11	*Carduus acanthoides* L.	Половой	39	*Erigeron acris* L.	»
12	*C. thoermeri* Weinm.	»	40	*E. canadensis* L.	»
13	*Carthamus lanatus* L.	»	41	*Galatella linosyris* (L.) Reichenb.	Апомиктичный
14	*Centaurea pseudomaculosa* Dobrocz.	»	42	*Grindelia squarrosa* (Pursh) Dunal	Половой
15	*C. pseudophrygia* C. A. Mey.	»	43	*Helichrysum arenarium* (L.) Moench.	»
16	*C. apiculata* Ledeb.	»	44	*Hieracium umbellatum*	»
17	*C. ruthenica* Lam.	»	45	*H. virosum* Pall.	Апомиктичный
18	*C. jacea* L	»	46	*H. largum* Fries.	То же
19	*C. marschalliana* Spreng.	»	47	*Inula britannica* L.	» »
20	*C. taliewii* Kleop.	»	48	*I. salicina* L.	» »
21	*C. diffusa* Lam.	»	49	*I. helenium* L.	» »
22	*C. salonitana* Vis.	»	50	*Inula hirta* L.	» »
23	*C. solstitialis* L.	»	51	*I. aspera* Poir.	» »
24	*Chartolepis intermedia* Boiss.	»	52	*Jurinea cyanoides* (L.) Reichenb.	Апомиктичный
25	*Chondrilla juncea* L.	Апомиктичный	53	*J. arachnoidea* Bunge	То же
26	*C. graminea* Bieb.	То же	54	*J. ledebourii* Bunge	Половой
27	*C. canescens* Kar. et Kit.	» »	55	*Lactuca serriola* L.	Апомиктичный
28	*C. latifolia* Bieb.	» »	56	*L. tatarica* (L.) C. A. Mey.	Половой

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

№ п/п	Вид	Способ репродукции
57	*Lagoseris sancta* (L.) K. Maly	Половой
58	*Lapsana communis* L.	»
59	*Leontodon autumnalis* L.	»
60	*Onopordum acanthium* L.	»
61	*Petasites spurius* (Retz.) Reichenb.	»
62	*Picris hieracioides* L.	»
63	*Pilosella praealta* (Vill. ex Gochn.) F. Schultz et Sch. Bip.	Апомиктичный
64	*P. officinarum* F. Schultz et Sch. Bip.	То же
65	*P. echioides* (Lumn.) F. Schultz et Sch. Bip.	» »
66	*Pteroteca sancta* (L.) C. Koch.	Половой
67	*Pulicaria vulgaris* Gaertn.	»
68	*Pyrethrum corymbosum* (L.) Scop	»
69	*Scorzonera purpurea* L.	»
70	*S. ensifolia* Bieb.	Апомиктичный
71	*S. taurica* Bieb.	Половой
72	*S. stricta* Hornem	»
73	*S. hispanica* L.	»
74	*S. mollis* Bieb.	»
75	*Senecio jacobaea* L.	»
76	*S. paucifolius* S. G. Gmel.	»
77	*S. grandidentatus* Ledeb.	»
78	*S. schvetzovii* Korsch.	Половой
79	*Serratula erucifolia* (L.) Boriss.	»
80	*S. cardunculus* (Pall.) Schischk.	»
81	*Solidago virgaurea* L.	»
82	*Sonchus asper* (L.) Hill.	»
83	*S. arvensis* L.	»
84	*S. palustris* L.	»
85	*Tanacetum millefolium* (L.) Tzvel.	»
86	*T. vulgare* L.	»
87	*Taraxacum officinale* Wigg.	Апомиктичный
88	*T. serotinum* (Waldst. et Kit.) Poir.	Половой
89	*T. bessarabicum* (Hornem.) Hand.-Mazz.	»
90	*Tragopogon dubius* Scop.	Апомиктичный
91	*T. podolicus* (DC.) Artemcz.	Половой
92	*T. ruthenicus* Bess. ex Krasch. et S. Nikit.	»
93	*T. dasyrhynchus* Artemcz.	»
94	*Tripleurospermum perforatum* (Merat) M. Lainz	»
95	*Trommsdorfia maculata* (L.) Bernh.	»
96	*Tussilago farfara* L.	»
97	*Xeranthemum cylindraceum* Sibth. et Smith.	»
98	*X. annuum* L.	Апомиктичный

из изученных популяций в период открытого цветения смесью Чемберлена (Паушева, 1970) было зафиксировано не менее 10 растений. Мегагаметофитогенез, структуру зрелых зародышевых мешков, процессы раннего эмбрио- и эндоспермогенеза исследовали на микроскопических препаратах, приготовленных с использованием методов просветления семязачатков (Herr, 1971) и выделения зародышевых мешков с помощью ферментативной мацерации с последующей диссекцией семязачатков (Купринов, 1982).

У представителей семейства сложноцветных апомиксис диагностировали на основе сравнительных данных о семенной продуктивности растений при свободном опылении и беспыльцевом режиме. Для анализа завязываемости семян в условиях беспыльцевого режима до начала цветения цветки кастрировали путем срезания верхней части соцветия вместе с пыльниками. Затем соцветия помещали под пергаментные изоляторы до полного созревания семян.

В каждой популяции в среднем исследовали 30 растений, отобранных случайным образом. Процент завязываемости апомиктичных семян в соцветии вычисляли как отношение количества завязавшихся семян к общему числу цветков в соцветии. Частоту апомиксиса в популяции определяли как среднюю арифметическую процента завязываемости апомиктичных семян всех изученных растений популяции.

Виды сложноцветных, у которых обнаруживали гаметофитный апомиксис по семенной продуктивности, подвергали дополнительному эмбриологическому контролю с использованием выше указанных методов цитоэмбриологического анализа.

Результаты исследования обработаны статистически.

Результаты и обсуждение

Из 11 изученных видов злаков на эмбриологическом уровне апомиксис был зарегистрирован у 6 видов, относящихся к родам *Festuca* L. и *Poa* L.: *F. gigantea* (L.) Vill., *F. valesiaca* Gaud. s. l., *F. rubra* L., *P. angustifolia* L., *P. nemoralis* L. s. l. и *P. pratensis* L. (табл. 4). У *F. gigantea*, *F. valesiaca*, *F. rubra* и *P. angustifolia* апомиксис описан впервые. Нередуцированные зародышевые мешки у апомиктичных популяций, за исключением *P. nemoralis*, развивались из соматических клеток нуцеллуса, т. е. имела место апоархеспория[2] (рис. 1, *1*). Об этом свидетельствовали результаты анализа ранних стадий мегаспоро- и мегагаметофитогенеза. Кроме того, для этих популяций было характерно присутствие в части семязачатков более одного зародышевого мешка (рис. 1, *2*). У злаков и сложноцветных, для которых характерен одноклеточный археспорий, образование множественных зародышевых мешков является своего рода маркерным признаком апоархеспории. Только при данной форме апомиксиса возможно одновременное развитие в семязачатке редуцированного женского гаметофита из мегаспоры и одного или нескольких нередуцированных мегагаметофитов из соматических клеток нуцеллуса. У *P. nemoralis* мы не имели возможности исследовать мегаспорогенез, поскольку материал был зафиксирован в завершающей фазе цветения. Однако полное отсутствие множественных зародышевых мешков у растений данной популяции исключает возможность апоархеспории. Ранее у *P. nemoralis* была описана диплоспория (Кордюм, 1970). Возможно, для изученной нами популяции также характерно развитие нередуцированного зародышевого мешка из нередуцированной мегаспоры.

Количество зародышевых мешков с гаметофитными аномалиями у всех апомиктичных популяций было значительным, и в некоторых случаях даже превышало число мегагаметофитов нормального строения. Среди зародышевых мешков с нетипичным строением преобладали гаметофиты с дополнительными полярными ядрами (рис. 1, *3*) и яйцеклеткоподобными синергидами.

На партеногенетическое развитие яйцеклетки в популяциях овсяниц и мятликов указывает присутствие проэмбрио в зародышевых мешках без следов проникновения пыльцевых трубок. У *Festuca* развитие эндосперма практически всегда опережало развитие зародыша, тогда как для *Poa* был характерен преждевременный эмбриогенез (рис. 1, *4*).

---

[2] В данной работе мы используем классификацию апомиксиса Н. А. Шишкинской (1991), в соответствии с которой выделяется три способа образования мегагаметофита с нередуцированным числом хромосом: из нередуцированной мегаспоры (диплоспория), из материнской клетки мегаспор (апоспория) и из соматической клетки семязачатка (апоархеспория).

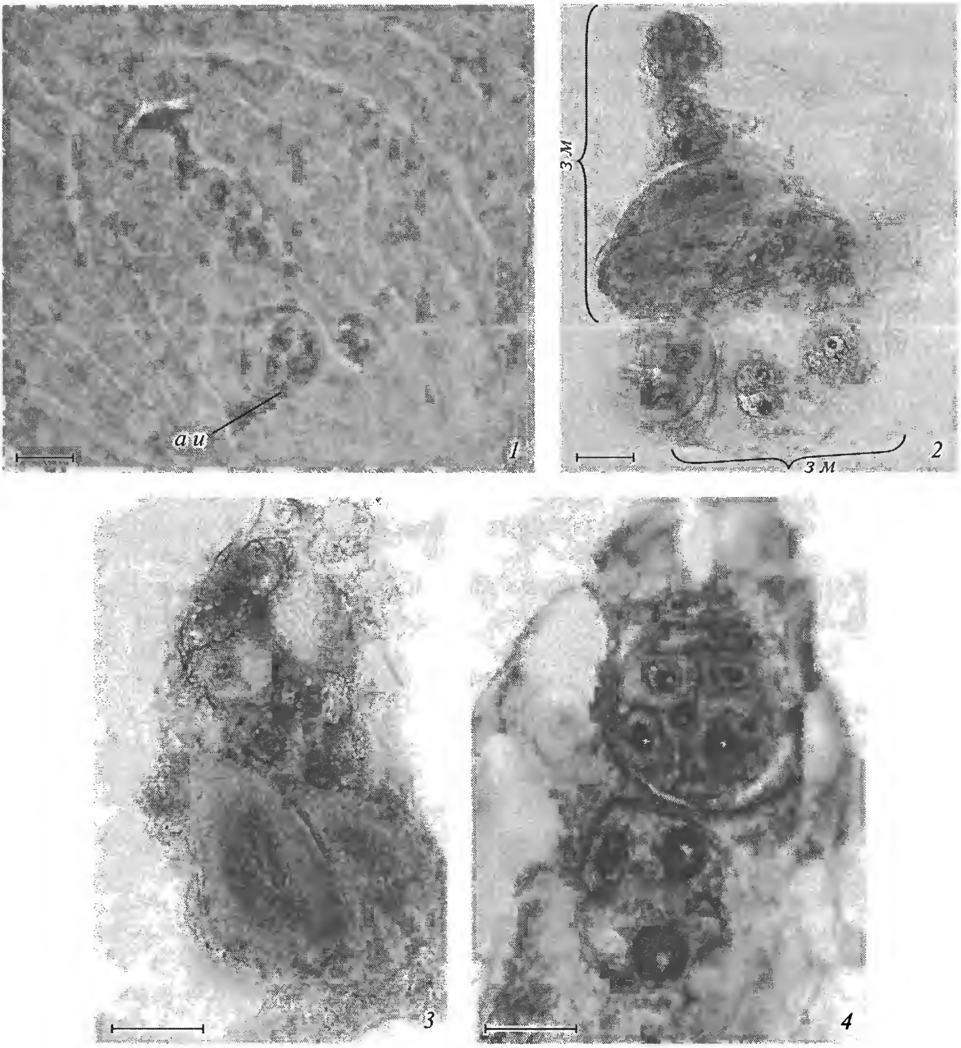


Рис. 1. Апомиксис у *Poa pratensis*.

1 — тетрада мегаспор и апоархеспорическая инициаль; *2* — два зародышевых мешка, выделенные из одного семязачатка; *3* — зародышевый мешок с партеногенетическим проэмбрио, тремя полярными ядрами и двумя антиподами; *4* — неоплодотворенный зародышевый мешок с автономным проэмбрио и интактными полярными ядрами: *а и* — апоархеспорическая инициаль, *з м* — зародышевый мешок. Масштабная линейка — 0.05 мм.

В популяциях овсяниц и мятликов апомиксис явно носил факультативный характер, так как в части семязачатков было зарегистрировано двойное оплодотворение.

Из общего числа исследованных популяций сложноцветных семена в условиях беспыльцевого режима цветения, т. е. апомиктично, завязывались в популяциях 14 видов 7 родов подсем. *Cichorioideae* (табл. 5). В 3 родах (*Tragopogon* L., *Scorzonera* L., *Lactuca* L.) и у 7 видов (*Hieracium largum* Fries, *Pilosella echioides* (Lumn.) F. Schultz et Sch. Bip., *Tragopogon dubius* Scop., *Lactuca serriola* L., *Scorzonera ensifolia* Bieb., *Chondrilla latifolia* Bieb., *C. canescens* Kar. et Kit.) гаметофитный апомиксис описан впервые.

В подсем. *Asteroideae* апомиксис обнаружен в популяциях 10 видов 7 родов (табл. 5). Впервые апомиктичный способ репродукции зарегистрирован в 4 родах

ТАБЛИЦА 5

Виды сем. *Asteraceae*, у которых обнаружена апомиксис

№ п/п	Вид	Максимальная частота апомиксиса, %	№ п/п	Вид	Максимальная частота апомиксиса, %
	Подсем. *Cichorioideae*			Подсем. *Asteroideae*	
1	*Chondrilla juncea*	32.4 ± 6.2	15	*Artemisia vulgaris*	30.6 ± 6.1
2	*Chondrilla graminea*	17.3 ± 6.8	16	*Artemisia salsoloides*	29.1 ± 9.6
3	*Chondrilla brevirostris*	59.5 ± 15.8	17	*Aster bessarabicus*	70.5 ± 5.7
4	*Chondrilla latifolia*	19.5 ± 8.0	18	*Bidens tripartita*	96.1 ± 2.5
5	*Chondrilla canescens*	24.0 ± 8.9	19	*Bidens frondosa*	20.0 ± 8.8
6	*Hieracium virosum*	58.5 ± 10.1	20	*Galatella linosyris*	11.5 ± 5.4
7	*Hieracium largum*	53.2 ± 8.3	21	*Inula britannica*	12.5 ± 6.4
8	*Lactuca serriola*	14.3 ± 4.3	22	*Jurinea cyanoides*	63.6 ± 9.0
9	*Pilosella officinarum*	73.1 ± 11.3	23	*Jurinea arachnoidea*	65.5 ± 9.1
10	*Pilosella echioides*	58.4 ± 8.2	24	*Xeranthemum annuum*	15.2 ± 3.5
11	*Pilosella praealta*	55.5 ± 3.0			
12	*Scorzonera ensifolia*	17.5 ± 4.3			
13	*Taraxacum officinale*	78.8 ± 6.9			
14	*Tragopogon dubius*	32.2 ± 5.0			

(*Jurinea* Cass., *Inula* L., *Xeranthemum* L., *Galatella* Cass.) и у 9 видов (*Aster bessarabicus*, *Bidens frondosa*, *Xeranthemum annuum*, *Inula britannica*, *Jurinea cyanoides*., *J. arachnoidea*, *Galatella linosyris*, *Artemisia vulgaris*, *A. salsoloides*). В пределах данного подсемейства апомиксис ранее отмечался крайне редко, и поэтому полученные результаты представляют особый интерес.

Частота апомиксиса в популяциях вышеперечисленных видов сложноцветных варьировала от 11.5 до 96.1 % (табл. 5). Проведенный цитоэмбриологический анализ показал, что для растений этих популяций характерна высокая частота развития апоархеспорических инициалей в присутствии тетрады мегаспор или эуспорических зародышевых мешков (рис. 2, *3*—*5*), а также преждевременная эмбриония (рис. 2, *2*) и (или) автономный эндоспермогенез (рис. 2, *1*).

Таким образом, апомиктичный способ репродукции зарегистрирован у 6 из 11 исследованных видов злаков и 24 из 98 проанализированных видов сложноцветных. В Саратовской обл. сем. *Asteraceae* представлено 225 видами из 59 родов, а сем. *Poaceae* — 150 видами из 60 родов (табл. 6) (Конспект.., 1983а, б; Еленевский и др., 2001). Нами было изучено менее половины (43 %) видов и 80 % родов сложноцветных, произрастающих на территории области. Выборка изученных популяций злаков включала по сравнению со сложноцветными гораздо меньшее количество видов (около 1 % видов 4 % родов, встречающихся во флоре Саратовской обл.). Тем не менее случайный характер составления выборок растений позволяет говорить о том, что полученные данные достаточно достоверно отражают вклад апомиктичных видов сложноцветных и злаков в формирование флористического состава Саратовской обл. Судя по результатам проведенного анализа, вклад этот весьма существенный, поскольку почти половина изученных видов злаков и около четверти видов сложноцветных показали склонность к апомиксису.

Особое внимание, на наш взгляд, заслуживает тот факт, что локальное исследование популяций лишь небольшой части видов двух семейств позволило впервые установить гаметофитный апомиксис у 18 видов и 7 родов. Только для сем. *Astera-*

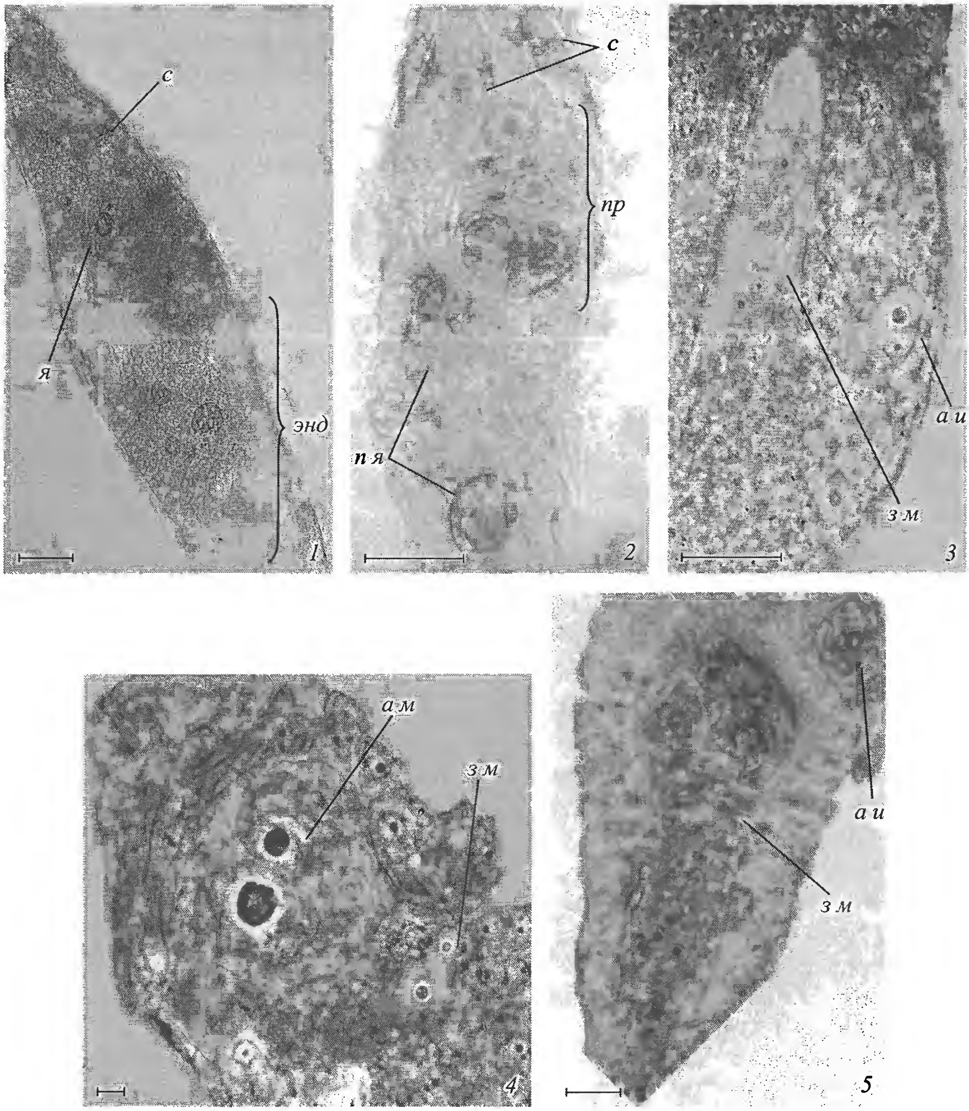


Рис. 2. Апомиксис у видов сем. *Asteraceae*.

1 — зародышевый мешок с автономным эндоспермом у *Scorzonera ensifolia*; *2* — зародышевый мешок с партеногенетическим проэмбрио у *Chondrilla canescens*; *3* — 4-ядерный зародышевый мешок *Artemisia vulgaris* и апоархеспорические инициали; *4* — 2-ядерные эуспорический и апоархеспорический зародышевые мешки *Aster bessarabicus*; *5* — зрелый зародышевый мешок *Bidens tripartita* и апоархеспорическая инициаль; *а м* — апоспорический мегагаметофит, *пр* — проэмбрио, *п я* — полярные ядра, *с* — синергида, *энд* — эндосперм, *я* — яйцеклетка. Остальные обозначения те же, что на табл. I. Масштабная линейка — 0.05 мм.

ТАБЛИЦА 6

Доля исследованных родов и видов семейств *Asteraceae* и *Poaceae* от общего количества, произрастающих на территории Саратовской обл.

Семейство	Всего произрастающих на территории Саратовской обл.		Количество исследованных			
	родов	видов	родов		видов	
			абс. ч.	доля, %	абс. ч	доля, %
Asteraceae	59	225	46	77.9	98	43.6
Poaceae	60	150	6	10.0	11	7.3

teraceae полученные данные расширяют список апомиктичных родов на 25 %, а список видов — более чем на 10 % (Carman, 1995, 1997). Среди покрытосеменных сем. *Asteraceae* — одно из крупнейших по числу видов и родов. Оно насчитывает в своем составе 1250—1300 родов и около 20 000—25 000 видов (Тахтаджян, 1987). Нами исследованы популяции лишь около 1 % видов менее 5 % родов семейства. Безусловно, опасна и зачастую неоправданна прямая экстраполяция результатов, полученных при исследовании малой части выборки на все таксономическое разнообразие семейства. Тем не менее, исходя из полученных результатов, в пределах только одного семейства потенциально можно ожидать наличие гаметофитного апомиксиса еще у 1000—1500 видов из 150 родов.

При оценке распространения апомиксиса у покрытосеменных растений до последнего времени не учитывался тот факт, что у разных популяций одного и того же вида и даже у одной популяции в разные годы может доминировать половой или апомиктичный способ репродукции, вплоть до практически облигатного проявления апо- и амфимиксиса. Например, 2 популяция *Pilosella officinarum* были исследованы нами неоднократно на протяжении нескольких лет. Одна из популяций (22а), обитающая на влажном лугу в Б.-Карабулакском р-не, в течение всего перио-

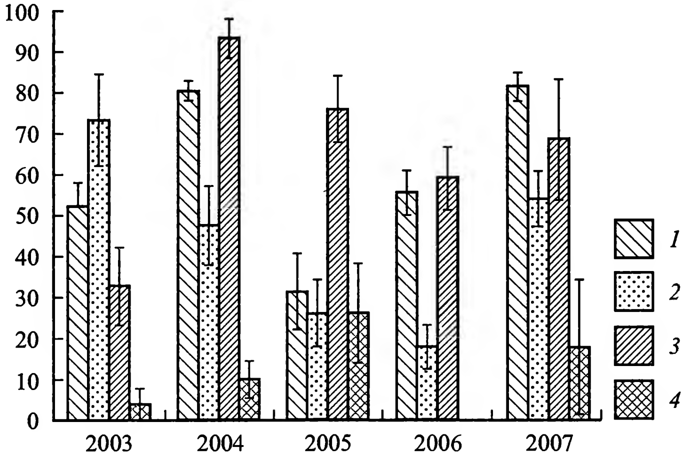


Рис. 3. Динамика семенной продуктивности при свободном цветении и беспыльцевом режиме цветения растений в популяциях *Pilosella officinarum* 22а (*1*, *2*) (биотоп влажного луга) и 33а (*3*, *4*) (биотоп остепненного соснового бора) по годам.

1, *3* — семенная продуктивность при свободном цветении; *2*, *4* — семенная продуктивность при беспыльцевом режиме цветения. По оси ординат — завязываемость семян, %; по оси абсцисс — годы.

да наблюдения неизменно вела себя как факультативно апомиктичная. Частота апомиксиса варьировала по годам от 25.9 до 73.1 %. Вторая популяция (33а), обитающая на опушке остепненного соснового бора в том же районе и удаленная от первой всего лишь на расстояние около 3 км, в различные годы вела себя либо как половая, либо как апомиктичная. В 2003 г. семена в условиях беспыльцевого режима у растений данной популяции не завязались, в 2004 г. семенная продуктивность при беспыльцевом режиме цветения составила около 10 %, в 2005 г. — 25.9 ± 12.0 %, в 2007 г. часть растений этой популяции оказались апомиктичными, а часть — амфимиктичными (рис. 3). Таким образом, при относительно высокой степени выраженности апомиксиса был существенный разброс величин членов вариационного ряда и как следствие — доверительный интервал, фактически равный величине среднеарифметической (17.5 ± 16.5) (рис. 3).

С аналогичной ситуацией мы столкнулись и при изучении популяций *C. juncea*, *Taraxacum officinale* (табл. 7), *P. echioides*, *J. cyanoides*, *Inula britannica* и ряда других видов. Из этого следует, что для установления способа репродукции и степени его проявления у растений тех или иных популяций и видов зачастую оказывается недостаточным проведение разового исследования в течение одного полевого сезона. Для получения достоверных результатов необходим многократно повторяющийся анализ в течение нескольких сезонов и в различных частях ареала вида. В пользу этого говорит и следующее обстоятельство. Из исследованных нами видов *Asteraceae* апомиксис ранее был описан у *Antennaria dioica*, *Crepis tectorum* и *Cichorium intybus*, а в пределах родственных видов в литературе указан также для родов *Centaurea* и *Pyrethrum* (Хохлов и др., 1978; Carman, 1995, 1997). Результаты анализа семенной продуктивности при беспыльцевом режиме позволяли допустить склонность к апомиксису только для популяции *Cichorium intybus*, однако цитоэмбриологический анализ показал отсутствие у нее эмбриологических признаков апомиксиса. Амфимиктичными оказались и несколько популяций *Antennaria dioica* — вида, который по литературным данным является апомиктичным (Stebbins, 1932; Bergman, 1935; Porsild, 1965; Cronquist, 1968). Эти результаты служат еще одним доказательством того, что выраженность апомиксиса подвержена значительной изменчивости и в пределах ареала вида на популяционном уровне она может колебаться в широких пределах вплоть до отсутствия проявления апомиксиса в одних популяциях и высокого его уровня — в других.

Таким образом, полученные результаты показывают, что в настоящее время нельзя говорить о какой-либо полноте наших представлений о распространении апомиктичных форм не только в семействах *Asteraceae* и *Poaceae*, но, видимо, и у покрытосеменных растений вообще. Для получения достоверных результатов

ТАБЛИЦА 7

Динамика семенной продуктивности популяции *Taraxacum officinale* и *Chondrilla juncea* при беспыльцевом режиме цветения

Вид и № популяции	Завязываемость семян при беспыльцевом режиме цветения, %						
	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006
T. officinale 48а	64.2 ± 7.3	97.3 ± 9.9		53.8 ± 17.0	78.8 ± 6.9	58.5 ± 9.3	
T. officinale 92	63.0 ± 9.3	93.9 ± 1.3	77.4 ± 9.0	61.5 ± 8.9		54.0 ± 0.2	93.4 ± 3.8
C. juncea 67	52.3 ± 12.8	27.7 ± 14.0	0	3.6 ± 1.4	0	0	0
C. juncea 94	42.5 ± 10.1	27.7 ± 7.0	17.6 ± 6.9	14.2 ± 5.7	0	0	7.5 ± 1.5

Примечание. По незаполненным ячейкам данных нет.

о способе семенной репродукции и степени его проявления у цветковых растений тех или иных популяций и видов необходимы повторные исследования в течение нескольких сезонов и в различных частях ареала вида.

Благодарности

Исследование выполнено при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 05-04-49001 и 08-04-00319).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Еленевский А. Г., Радыгина В. И., Буланый Ю. И. Определитель сосудистых растений Саратовской области (Правобережье Волги). М., 2001. 278 с.

Кашин А. С., Березуцкий М. А., Кочанова И. С., Добрыничева Н. В., Полянская М. В. Основные параметры системы семенного размножения в популяциях некоторых видов *Asteraceae* в связи с действием антропогенных факторов // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 9. С. 1408—1427.

Конспект флоры Саратовской области. Ч. 3. Саратов, 1983. 108 с.

Кордюм Е. Л. Апомиксис в роде *Poa* L. // Апомиксис и селекция. М., 1970. С. 141—149.

Куприянов П. Г. Способ приготовления препаратов зародышевых мешков // Бюл. изобр. 1982. А. с. № 919636. С. 7—14.

Куприянов П. Г. Диагностика систем семенного размножения в популяциях цветковых растений. Саратов, 1989. 160 с.

Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М., 1974. 45 с.

Поддубная-Арнольди В. А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М., 1976. 508 с.

Сравнительная эмбриология цветковых. Т. 1—5. Л., 1981—1990.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Хохлов С. С. Апомиксис: классификация и распространение у покрытосеменных растений // Успехи современной генетики. Вып. 1. 1967. С. 43—105.

Хохлов С. С., Зайцева М. И., Куприянов П. Г. Выявление апомиктичных растений во флоре цветковых растений СССР. Саратов, 1978. 224 с.

Шишкинская Н. А., Юдакова О. И. Новый подход к использованию антморфологического метода для диагностики апомиксиса у злаков // Бюл. бот. сада Саратовского ун-та. 2003. Вып. 2. С. 180—187.

Шишкинская Н. А., Юдакова О. И., Тырнов В. С. Популяционная эмбриология и апомиксис у злаков. Саратов, 2004. 148 с.

Bergman B. Zur Kenntnis der Zytologie der scandinavischen *Antennaria*-Arten // Hereditas. 1935. Vol. 20. P. 214—226.

Carman J. G. Gametophytic angiosperm apomicts and the occurrence of polyspory and polyembryony among their relatives // Apomixis Newsletter. 1995. N 8. P. 39—53.

Carman J. G. Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispory, tetraspory, and polyembryony // Biol. J. Linn. Soc. 1997. Vol. 61. P. 51—94.

Carman J. G. The evolution of gametophytic apomixis // Эмбриология цветковых растений: терминология и концепция. Т. 3. СПб., 2000. С. 218—245.

Cronquist A. A commentary in specific delimination in *Antennaria* // Amer. Midland. Naturalist. 1968. Vol. 79. P. 513—514.

Fryxell P. A. Mode of reproduction in higher plants // Bot. Rev. 1957. Vol. 23. P. 135—233.

Hanna W. W., Bachaw E. C. Apomixis: its identification and use plant breeding // Crop. Sci. 1987. Vol. 27. N 6. P. 1136—1139.

Herr J. M. A new clearing squash technique for the study of ovule development in angiosperms // Amer. J. Bot. 1971. Vol. 58. P. 785—790.

Porsild A. E. The genus *Antennaria* in Eastern Arctic and Subarctic America // Bot. Tidsskr. 1965. Vol. 61. P. 22—55.

Stebbins G. L. Cytology of *Antennaria* II. Parthenogenetic species // Bot. Gaz. 1932. Vol. 94. P. 322—344.

SUMMARY

The mode of seed reproduction in 11 species of *Poaceae* and 98 species of *Asteraceae* of the Saratov Region flora has been examined. Apomixis was found in 30 species of 16 genera: *Festuca gigantea*, *F. valesiaca*, *F. rubra*, *Poa angustifolia*, *P. nemoralis*, *P. pratensis*, *Hieracium largum*, *Pilosella echioides*, *Tragopogon dubius*, *Lactuca serriola*, *Scorzonera ensifolia*, *Chondrilla latifolia*, *C. canescens*, *Bidens frondosa*, *Xeranthemum annuum*, *Inula britannica*, *Jurinea cyanoides*., *J. arachnoidea*, *Galatella linosyris*, *Artemisia vulgaris* and *A. salsoloides*. Apomixis has been recorded for the first time in 19 species and 7 genera. Apomictic populations were characterized by significant variability of apomixis and amphymixis ratio in different vegetation seasons. Some populations were apomictic or amphymictic in different years. The distribution of apomixis in angiosperms is discussed. Peculiarities of seed reproduction system of *Poaceae* and *Asteraceae* to take into account when revealing apomictic specimens are under consideration.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.32 : 581.9

© Э. З. Баишева,[1] Е. А. Игнатова[2]

НОВЫЕ ВИДЫ МХОВ В РЕСПУБЛИКЕ БАШКОРТОСТАН

E. Z. BAISHEVA, E. A. IGNATOVA. NEW MOSS SPECIES
FOR BASHKORTOSTAN REPUBLIC

[1] Институт биологии Уфимского научного центра РАН
450054 Уфа, пр. Октября, 69
Факс (347) 235-53-62
E-mail: elvbai@anrb.ru
[2] Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
119991 Москва, Воробьевы горы, стр. 1, корп. 12, биологический факультет
Факс (495) 939-4309
E-mail: arctoa@list.ru
Поступила 18.07.2008

Сообщается о находке 11 видов мхов, среди которых 8 (*Myurella sibirica, Philonotis seriata, Pohlia andalusica, P. annotina, P. bulbifera, P. drummondii, P. sphagnicola, Tayloria splachnoides)* являются новыми для Южного Урала, а 3 *(Dicranum acutifolium, Rhizomnium magnifolium, Plagiothecium nemorale)* — для территории Республики Башкортостан.

Ключевые слова: мхи, новые и редкие виды, распространение, Республика Башкортостан, Южный Урал.

Бриофлора Республики Башкортостан насчитывает 356 видов листостебельных мхов (Игнатов, Игнатова, 2003, 2004). При определении коллекций, собранных за последние 5 лет, получены данные о местонахождениях новых и редких видов мохообразных. Названия видов даны по: «Список мхов Восточной Европы и Северной Азии» (Ignatov et al., 2006). При цитировании этикеток использованы следующие сокращения: НП — национальный парк, ЮУГПЗ — Южно-Уральский государственный природный заповедник, лес-во — лесничество, кв. — квартал, В. М. — В. Б. Мартыненко, П. Ш. — П. С. Широких, Э. Б. — Э. З. Баишева. В скобках указаны номер образца, коллектор и дата сбора. Гербарные образцы, подтверждающие находки, хранятся в гербарии Института биологии Уфимского научного центра РАН (UFA), дублеты переданы в гербарий Московского университета (MW).

Dicranum acutifolium (Lindb. et Arnell) C. E. O. Jensen — Белорецкий р-н, 1.5 км на юго-запад от вершины горы Малый Иремель. В осочково-моховой горной тундре. 54°33′04″ с. ш., 58°53′19″ в. д., alt 1387 м (70 — Э. Б. 18 VII 2006).

Myurella sibirica (Müll. Hal.) Reimers — Белорецкий р-н, ЮУГПЗ, Бердагуловское лес-во, кв. 66, правый берег р. Малый Инзер. На гнилой древесине в елово-пихтовом папоротниково-зеленомошном лесу. 54°07′56″ с. ш., 57°42′09″ в. д., alt 363 м (138 — П. Ш. 28 VII 2003).

Philonotis seriata Mitt. — Белорецкий р-н, ЮУГПЗ, Ямаштинское лес-во, северо-западный макросклон хр. Нары. На берегу ручья в осоково-сфагновом березняке. 54°21′50″ с. ш., 57°57′01″ в. д., alt 1087 м (196 — В. М. 11 VII 2004).

Plagiothecium nemorale (Mitt.) A. Jaeger — Мелеузовский р-н, НП «Башкирия», Бельское лес-во, кв. 4, долина ручья Улуй. На валеже в папоротниковом ольховом уремнике. 53°08′50″ с. ш., 56°41′00″ в. д., alt 301 м (06—227 — В. М. 28 VII 2005).

Pohlia andalusica (Höhn.) Broth. — Белорецкий р-н, северо-западный склон горы Малый Иремель. На почве по обочине тропы в елово-пихтовом лесу. 54°32′58″ с. ш., 58°50′27″ в. д., alt 950 м (62 — Э. Б. 16 VII 2006).

P. annotina (Hedw.) Lindb. — Белорецкий р-н, западный склон горы Малый Иремель. На почве тропы в елово-пихтовом лесу. 54°32′00″ с. ш., 58°51′33″ в. д., alt 1240 м (76 — Э. Б. 18 VII 2006).

P. bulbifera (Warnst.) Warnst. — Белорецкий р-н, северо-западная окраина Тыгынского болота. На почве в высокотравном заболоченном ельнике. 54°31′35″ с. ш., 58°52′56″ в. д., alt 1038 м (5—16а — Э. Б. 17 VII 2006).

P. drummondii (Müll. Hal.) A. L. Andrews — Белорецкий р-н, западный склон горы Малый Иремель. На почве тропы в елово-пихтовом лесу. 54°32′00″ с. ш., 58°51′33″ в. д., alt 1242 м (76 — Э. Б. 18 VII 2006).

P. sphagnicola (Bruch et al.) Broth. — Белорецкий р-н, Тыгынское болото. На осоково-сфагновом болоте, в дернине с *Polytrichum strictum.* 54°31′01″ с. ш., 58°52′59″ в. д., alt 994 м (4—71 — Э. Б. 17 VII 2006).

Rhizomnium magnifolium (Horik.) T. J. Kop. — Белорецкий р-н, ЮУГПЗ, Ямаштинское лес-во, северо-западный макросклон хр. Нары. На берегу ручья в осоково-сфагновом березняке. 54°21′50″ с. ш., 57°57′01″ в. д., alt 1087 м (198 — В. М. 11 VII 2004).

Tayloria splachnoides (Schleich. ex Schwägr.) Hook. — Белорецкий р-н, тропа к распадку между горами Большой и Малый Иремель. На почве в сыром высокотравном ельнике. 54°32′24″ с. ш., 58°51′46″ в. д., alt 1100 м (2—6а — Э. Б. 16 VII 2006).

Благодарности

Авторы выражают искреннюю признательность коллекторам В. Б. Мартыненко и П. С. Широких.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-00030-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Игнатов М. С., Игнатова Е. А. Флора мхов средней части Европейской России. Т. 1. Sphagnaceae-Hedwigiaceae. М., 2003. С. 1—608.

Игнатов М. С., Игнатова Е. А. Флора мхов средней части Европейской России. Т. 2. Fontinaliaceae-Amblystegiaceae. М., 2004. С. 609—944.

Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A. et al. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. 2006. Vol. 15. P. 1—130.

SUMMARY

8 moss species (*Myurella sibirica* (Müll. Hal.) Reimers, *Philonotis seriata* Mitt., *Pohlia andalusica* (Höhn.) Broth., *P. annotina* (Hedw.) Lindb., *P. bulbifera* (Warnst.) Warnst., *P. drummondii* (Müll. Hal.) A. L. Andrews, *P. sphagnicola* (Bruch et al.) Broth., *Tayloria splachnoides* (Schleich. ex Schwägr.) Hook.) are reported for the first time from Southern Urals Mts. 3 species (*Plagiothecium nemorale* (Mitt.) A. Jaeger, *Dicranum acutifolium* (Lindb. & Arnell) C. E. O. Jensen, *Rhizomnium magnifolium* (Horik.) T. J. Kop.) are new for Bashkortostan Republik. The locality and habitat characteristics of the species are given.

УДК 581.9 (571.6) Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 5

© В. М. Старченко, Г. Ф. Дарман, Я. В. Болотова

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В АМУРСКОЙ ОБЛАСТИ

V. M. STARCHENKO, G. F. DARMAN, Ya. V. BOLOTOVA.
FLORISTIC RECORDS IN THE AMUR REGION

Амурский филиал Ботанического сада-института ДВО РАН
675004 Амурская обл., Благовещенск, 2-й км Игнатьевского шоссе
Факс (4262) 52-32-53
E-mail: garden@ascnet.ru

Поступила 28.05.2008

Приведены новые данные о распространении 14 таксонов высших сосудистых растений. Впервые для Амурской обл. в целом отмечены 4 вида, 1 вид — для Нижне-Зейского флористического района и 2 вида — для Даурского флористического района. Подтверждено произрастание *Trapella sinensis* на территории Амурской обл.

Ключевые слова: сосудистые растения, дополнения к флоре, Российский Дальний Восток, Амурская обл., Нижне-Зейский флористический район, Даурский флористический район.

Приведенные находки растений были сделаны на территории Амурской обл. При подготовке статьи использованы материалы регионального Гербария (VLA), частично — Санкт-Петербурга (LE) и Москвы (MHA). Виды расположены по алфавиту. Названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995). Флористические районы Дальнего Востока России (РДВ) указаны по С. С. Харкевичу (Сосудистые.., 1985). Звездочкой отмечены виды, занесенные в Красные книги различного ранга. Гербарные образцы растений хранятся в Амурском филиале Ботанического сада-института ДВО РАН, дубликаты переданы в Ботанический институт РАН (LE).

**Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng. — Амурская обл., Шимановский р-н, левый берег Зеи ниже пос. Старый Чагоян, береговые скалы, 29 VIII 2007, В. М. Старченко.

Редкий степной вид, занесенный в Красную книгу Амурской области (Старченко и др., 1995). На территории области известно всего несколько местонахождений этого вида, приуроченных к долине Амура в Даурском и Нижне-Зейском флористических районах (Сосудистые.., 1985; Старченко и др., 1995; Флора.., 2006; Старченко, Дарман, 2003). Новое местонахождение значительно удалено от известных, найдено на берегу Зеи и находится на северном пределе распространения. Популяция будет уничтожена при создании Нижнезейской (Граматухинской) ГЭС и соответствующего водохранилища.

**Corallorhiza trifida Chatel.* — Амурская обл., Тындинский р-н, окр. рудника Березитовый, лесная дорога, 5 VI 2007, М. Г. Иванчикова.

Редкая бесхлорофилльная орхидея, отмеченная в пределах Амурской обл. для Нюкжинского, Нижне-Зейского и Бурейского флористических районов. Впервые приводится для Даурского флористического района.

Huperzia selago (Christ) Czer. — Амурская обл., Архаринский р-н, слева от автотрассы Хабаровск—Чита, 377-й км, между ручьями Ужанинским и Соколовским, крутой склон северной экспозиции, у подножия скального обнажения, на подушке из сухих листьев и различных мхов в хвойно-широколиственном лесу, 04 V 2007, Г. Ф. Дарман, И. В. Козырь.

Циркумполярный вид, не отмеченный для Амурской обл. в региональной сводке «Сосудистые растения Советского Дальнего Востока» (1985), но позднее указанный для северных флористических районов области (Шлотгауэр, 1990; Старченко, 2001; Флора.., 2006). В региональном Гербарии (VLA) имеется 3 сбора из Селемджинского р-на Амурской обл. (Бурейский флористический район). Для Нижне-Зейского флористического района приводится впервые.

Najas major All. — Амурская обл., Сковородинский р-н, берег старичного озера вдоль автодороги Албазино—Воскрсеновка, 31 VII 2006, В. М. Старченко.

Циркумполярный вид с дизъюнктивным ареалом, отмеченный для континентальных районов юга Дальнего Востока России (РДВ). На территории Амурской обл. растение отмечено для Нижне-Зейского флористического района и приурочено в основном к долине Амура. Впервые приводится для Даурского флористического района.

Potamogeton malaianus Miq. — Амурская обл., Тамбовский р-н, окр. с. Николаевка, оз. Песчаное, в воде, 23 VIII 2007, Г. Ф. Дарман, Я. В. Болотова; Амурская обл., Тамбовский р-н, окр. с. Раздольное, пруд, в воде и на отмели, 23 VIII 2007, Г. Ф. Дарман, Я. В. Болотова.

Водное растение, встречающееся преимущественно в Южной и Восточной Азии. Указывается для Уссурийского и Бурейского флористических районов РДВ (Сосудистые.., 1987). В последние годы было найдено в Еврейской автономной области (Рубцова, Старченко, 2006) и Амурской обл. в единственном местонахождении (Старченко, Дарман, Крещенок, 2007). Наши находки подтверждают более широкое распространение вида на территории области и Нижне-Зейского флористического района.

P. pectinatus L. — Амурская обл., Благовещенский р-н, окр. г. Благовещенска, оз. Ротанье, 3 IX 2006, Я. В. Болотова, И. В. Козырь; Тамбовский р-н, водохранилище в окр. с. Тамбовка, 11 VII 2007, Я. В. Болотова, Г. Ф. Дарман, В. М. Старченко; Константиновский р-н, окр д. Войково, оз. Осиновое, 29 VII 2008, Г. Ф. Дарман, В. М. Старченко; Благовещенский р-н, окр. с. Новинка, небольшой водоем слева от дороги Благовещенск—Свободный, 03 VIII 2007, Я. В. Болотова, Г. Ф. Дарман; Тамбовский р-н, окр. с. Николаевка, небольшое безымянное озеро через дорогу от оз. Песчаного, 23 VIII 2007, Я. В. Болотова, Г. Ф. Дарман; Тамбовский р-н, окр. с. Раздольное, пруд, в воде, 23 VIII 2007, Г. Ф. Дарман, Я. В. Болотова; Тамбовский р-н, окр. с. Лермонтовка, водохранилище, 23 VIII 2007, Г. Ф. Дарман, Я. В. Болотова.

Один из наиболее широко распространенных и полиморфных видов рода. Вид указывается для многих флористических (преимущественно океанических) районов Дальнего Востока России, где обнаружен в стоячих и медленно текущих водоемах обычно близ морских побережий, в устьях рек и слабосолоноватых лагунах (Сосудистые.., 1987). Для континентальных районов Дальнего Востока России ранее не приводился, несмотря на то что в Гербарии ГБС находится один сбор 1988 г. В. Д. Бочкина и А. К. Скворцова из окр. с. Лермонтовка Тамбовского р-на. Впервые приводится для территории Амурской обл. и Нижне-Зейского флористического района. Отличительной особенностью вида на территории области является произрастание в искусственных водоемах и водоемах, испытывающих усиленную антропогенную нагрузку.

Scirpus komarovii Roshev. — Амурская обл., Архаринский р-н, оз. Федоровское, между селами Казановка и Свободное, 09 VII 2007, В. М. Старченко; Михайловский р-н, окр. пос. Поярково, оз. Золотухино, 28 VII 2007, В. М. Старченко.

В начале XXI в. растение было повторно собрано на территории области (Старченко, Дарман, 2005). Новые находки подтверждают более широкое распространение вида в Нижне-Зейском флористическом районе и значительно отодвигают западную границу распространения вида.

S. lineolatus Franch. et Savat. — Амурская обл., Михайловский р-н, окр. пос. Поярково, оз. Золотухино, 28 VII 2007, Г. Ф. Дарман.

В России на сегодняшний день известно два местонахождения этого редчайшего вида — на озерах Японское и Голубичное в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике в Уссурийском флористическом районе (Флора.., 2006). Нами впервые приводится для территории Амурской обл. и Нижне-Зейского флористического района.

Обнаруженная популяция была многочисленная, в хорошем состоянии, многие особи находились в фазе плодоношения. Растения произрастали как на прибрежной отмели, так и в воде на различной глубине, самые крупные и плодоносящие экземпляры достигали 15—18 см.

S. nipponicus Makino — Амурская обл., Зейский р-н, окр. бывшего пос. Нововысокое, берег оз. Подгорное, 23 VIII 2007, В. М. Старченко.

Оригинальное по внешнему облику редкое растение, найденное в нескольких точках Амурской обл. Основные местонахождения на территории области вида сосредоточены на юго-востоке области (Кудрин, 1998), затем с огромным разрывом растение отмечено в долине Зеи в Верхне-Зейском районе (Сосудистые.., 1988). Новая, находящаяся в хорошем состоянии и многочисленная популяция также приурочена к долине Зеи и в определенной степени ликвидирует разрыв между северной (верхнезейской) популяцией и популяциями на юго-востоке области.

**Selaginella helvetica* (L.) Spring — Амурская обл., Шимановский р-н, правый берег Зеи выше с. Ураловки, затененные береговые скалы, 27 VIII 2007, В. М. Старченко; Мазановский р-н, левый берег Зеи вблизи устья р. Граматуха, затененные каменистые выступы, 3 IX 2007, В. М. Старченко.

Евразиатский вид, изредка встречающийся в Амурской обл. в пределах Нижне-Зейского флористического района. Растение занесено в региональную сводку «Редкие и исчезающие растения Амурской области» (Старченко и др., 1995). Найденные местонахождения находятся на северном пределе распространения этого краснокнижного вида в Амурской обл. и будут уничтожены при создании Нижне-зейской (Граматухинской) ГЭС и соответствующего водохранилища.

**S. tamariscina* (Beauv.) Spring — Амурская обл., Мазановский р-н, левый берег Зеи вблизи устья р. Граматуха, затененные каменистые выступы, 3 IX 2007, В. М. Старченко, И. Г. Борисова; Мазановский р-н, левый берег Зеи в 20—25 км ниже устья р. Граматуха, на затененных каменистых выступах, 5 IX 2007, В. М. Старченко, И. Г. Борисова.

Преимущественно восточноазиатский вид, редко встречающийся в Амурской обл. и занесенный в региональную сводку (Старченко и др., 1995). Отличается узкой эколого-ценотической приуроченностью и встречается на выходах скал, чаще карбонатных, только на юге Амурской обл. Найденные местонахождения находятся на северо-западном пределе распространения и также будут уничтожены при создании Нижнезейской (Граматухинской) ГЭС и соответствующего водохранилища.

Thephroseris polycephala (Regel) Barkalov — Амурская обл., Константиновский р-н, долина Амура, берег старичного озера на участке Константиновка — Орловка. 06 VI 2003, В. М. Старченко, Г. Ф. Дарман.

Восточноазиатский вид, описанный В. Ю. Баркаловым и отмеченный для территории Приморского края и Еврейской автономной области (Флора.., 2006). На территории РДВ встречается редко, поэтому многие свойства этого своеобразного раннецветущего растения не прояснены. Впервые найден в Амурской обл., где растения произрастали в небольшом количестве в типичном местообитании (заиленный берег водоема) и находились в стадии цветения.

**Trapella sinensis* Oliv. — Амурская обл., Архаринский р-н, окр. с. Касаткино, оз. Чеховка. 06 VII 2007, Я. В. Болотова, Г. Ф. Дарман, В. М. Старченко.

Единственный представитель монотипного рода, произрастающий в России только на Дальнем Востоке на территории Еврейской автономной области, Хабаровского и Приморского краев (Сосудистые.., 1991; Красная.., 1988; Красная.., 1999; Красная.., 2006). На основании материалов А. А. Бабурина, хранящихся в гербарии Института водных и экологических проблем (ИВЭП), вид ориентировочно приводился для Амурской обл. (Старченко, 2001). Находка растения на юго-востоке области подтверждает наличие вида в Амурской обл.

Многочисленная популяция обнаружена в хорошем состоянии (в стадии начала плодоношения) в северо-западной части старичного озера. Растения *Trapella sinensis* встречались чистыми зарослями, иногда совместно с розетками **Trapa natans* s. l. или с плавающими листьями *Potamogeton gramineus*. Некоторые экземпляры *Trapella sinensis* вблизи берега росли среди высоких кочек, сформированных кочкообразующими осоками, немного поднимаясь по ним.

Utricularia australis R. Br. — Амурская обл., Благовещенский р-н, окр. с. Прядчино, оз. Прядчинское. 03 VIII 2007, Г. Ф. Дарман, Я. В. Болотова.

Широко распространенный вид, отмеченный для Уссурийского, Южно-Сахалинского и Южно-Курильского флористических районов (Сосудистые.., 1996). Для флоры Амурской обл. приводится впервые.

Растение было собрано в воде в фазе цветения вместе с *Utricularia macrorhiza*, (тоже в фазе цветения) среди *Typha latifolia*, **Zizania latifolia*, *Cicuta virosa, Scirpus radicans* и др., рядом плавали *Salvinia natans,* **Trapa maximowiczii,* **Trapa pseudoincisa*. Вода в озере стояла высокая, берега были сильно подтоплены и посчитать количественный состав популяции было невозможно. Выловленный экземпляр находился в цветущем состоянии. Хорошо отличается от близкого вида *Utricularia macrorhiza* Le Conte строением цветка (Сосудистые.., 1996).

Благодарности

Авторы благодарны А. А. Рябухе за помощь при проведении полевых работ в окрестностях поселка городского типа Поярково, В. Ю. Баркалову за помощь в определении *Thephroseris polycephala* и Цвелёву Н. Н. за помощь в определении видов рода *Potamogeton.*

Полевые исследования проведены в рамках программы ДВО РАН «Комплексные экспедиционные исследования природной среды бассейна р. Амур».

Красная книга Еврейской автономной области. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. Новосибирск, 2006. 247 с.

Красная книга РСФСР (растения). М., 1988. 590 с.

Красная книга Хабаровского края. Хабаровск, 1999. С. 15—245.

Кудрин С. Г. Сосудистые растения // Флора и растительность Хинганского заповедника (Амурская область). Владивосток, 1998. С. 88—153.

Рубцова Т. А., Старченко В. М. Флористические находки в Еврейской автономной области // Ботан. журн. 2006. Т. 91. № 3. С. 476—480.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Отв. ред. С. С. Харкевич. Л. (СПб.), 1985. Т. 1. 398 с; 1987. Т. 2. 446 с.; 1988. Т. 3. 421 с.; 1989. Т. 4, 380 с.; 1991. Т. 5. 390 с.; 1992. Т. 6. 427 с.; 1995. Т. 7. 393 с.; 1996. Т. 8. 383 с.

Старченко В. М. Конспект флоры Амурской области // Комаровские чтения. Владивосток, 2001. Вып. 48. С. 5—54.

Старченко В. М., Дарман Г. Ф. Флористические находки в бассейне реки Амур // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 9. С. 144—150.

Старченко В. М., Дарман Г. Ф. Флористические находки в Амурской области // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 3. С. 445—449.

Старченко В. М., Дарман Г. Ф., Крещенок И. А. Флористические находки в Амурской области // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 2. С. 312—322.

Старченко В. М., Дарман Г. Ф., Шаповал И. И. Редкие и исчезающие растения Амурской области. Благовещенск, 1995. 460 с.

Флора российского Дальнего Востока: дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока». Т. 1—8 (1985—1996) / Отв. ред. А. Е. Кожевников и Н. С. Пробатова. Владивосток, 2006. 456 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Русское издание. СПб., 1995. 992 с.

Шлотгауэр С. Д. Растительный мир субокеанических высокогорий. М., 1990. 224 с.

SUMMARY

New data on 14 taxa of higher vascular plants of the Amur Region are given. 4 species were found for the first time in the Amur Region, 2 species in the Dahurian floristic region, 1 species in the Nizhne-Zeyskiy (Lower Zeya) floristic region. The occurrence of *Trapella sinensis* in the Amur Region was confirmed.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 502.75 : 576.316.7 (571.6)

© **Н. С. Пробатова,[1] З. В. Кожевникова,[1] Э. Г. Рудыка,[1]**
А. В. Шатохина,[2] А. Е. Кожевников,[1] В. Ю. Баркалов,[1] В. П. Селедец[3]

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ВИДОВ ФЛОРЫ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА И ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ

N. S. PROBATOVA, Z. V. KOZHEVNIKOVA, E. G. RUDYKA, A. V. SHATOKHINA,
A. E. KOZHEVNIKOV, V. Yu. BARKALOV, V. P. SELEDETS.
CHROMOSOME NUMBERS FOR THE FLORA OF THE RUSSIAN
FAR EAST AND THE EAST SIBERIA

[1] Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
E-mail: probatova@ibss.dvo.ru
[2] Амурский филиал Ботанического сада-института ДВО РАН
Благовещенск Амурской обл.
[3] Тихоокеанский институт географии ДВО РАН
Владивосток

Поступила 24.06.2008

Приведены новые определения чисел хромосом (2n) для 57 видов из 46 родов и 25 семейств флоры Дальнего Востока и Сибири, в том числе для ряда редких и слабо изученных видов, а также некоторых сорных и ушедших из культуры. Впервые числа хромосом установлены у 12 видов: *Agrostis pauzhetica* Probat. (2n = 42), *Chimaphila japonica* Miq. (2n = 26), *Eragrostis imberbis* (Franch.) Probat. (2n = 40), *Euonymus maackii* Rupr. (2n = 64), *Euphorbia komaroviana* Prokh. (2n = 20), *Leymus littoralis* (Griseb.) Peschkova (2n = 28), *Poa raduliformis* Probat. (2n = 42, 70—72), *Potentilla discolor* Bunge (2n = 14, 28), *Ranunculus pseudograndis* (Worosch.) Luferov (2n = 14), *Rhinanthus aestivalis* (N. Zing.) Schischk. et Serg. (2n = 14), *Silene macrostyla* Maxim. (2n = 24), *Tephroseris gurensis* (2n = 48). Для *Calamagrostis latissima* (Worosch.) Probat., *Listera pinetorum* Lindl., *Mazus stachydifolius* (Turcz.) Maxim., *Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl, *Potentilla bifurca* L., *P. semiglabra* Juz. установлены не известные ранее числа хромосом. Для большинства остальных таксонов хромосомные числа определены впервые для РФ или на российском Дальнем Востоке.

Ключевые слова: числа хромосом, сосудистые растения, флора, Амурская обл., Хабаровский край, Приморский край, Иркутская обл., Республика Бурятия, Восточная Сибирь, российский Дальний Восток.

Приводятся новые результаты кариологического изучения флоры российского Дальнего Востока (РДВ) и Сибири. Они являются продолжением многолетних кариофлористических исследований в Лаборатории высших растений Биолого-почвенного института (БПИ) ДВО РАН. Публикуются данные в основном для ранее не исследованных видов (в том числе в РФ, или в Сибири, на РДВ), а также — новые числа хромосом.

Числа хромосом определили: Э. Г. Рудыка (Э. Р.), А. В. Шатохина (А. Ш.) и З. В. Кожевникова (З. К.), некоторые образцы были исследованы А. П. Соколовской (А. С.), но оставались неопубликованными при ее жизни. Комментарии составила и сообщение подготовила Н. С. Пробатова. Впервые исследованные виды и новые числа хромосом отмечены звездочкой (*). Знаком (+) отмечены адвентивные виды.

Для сокращения количества источников в аннотациях к видам ссылки даны преимущественно на справочные издания и «индексы».

ALLIACEAE

Allium maackii (Maxim.) Prokh. ex Kom., **2n = 16** (Э. Р.). Хабаровский край, Ульчский р-н, нижнее течение р. Яй, на приречных скалах, 1 VIII 2005, № 9892, В. Баркалов.

Амуро-сахалинский скально-лесной вид. Широко распространен по Амуру, а в Приморье встречается относительно редко. Слабо исследованный вид: сведения о числе хромосом у *A. maackii* ограничивались двумя указаниями 2n = 16, с «Дальнего Востока» (см.: Агапова и др., 1990).

ARISTOLOCHIACEAE

Asarum heterotropoides Fr. Schmidt var. *mandshuricum* (Maxim.) Kitag., **2n = 26** (Э. Р.). Приморский край, Хасанский р-н, в 8 км к востоку от пос. Хасан, западный склон горы Голубиный Утес, дубняк (*Quercus dentata* + *Corylus heterophylla*), 22 V 2000, № 10543, З. Кожевникова, Р. Коркишко.

В Приморском крае, близ государственной границы с КНДР недавно был выявлен новый для флоры России таксон — *Asarum heterotropoides* var. *manshuricum* (Maxim.) Kitag. (Кожевникова и др., 2007), распространенный в Северо-Восточном Китае и, по-видимому, также на п-ове Корея. До сих пор на РДВ были известны *A. sieboldii* Miq. и *A. heterotropoides* Fr. Schmidt, при этом первый распространен исключительно в материковой части юга РДВ (Приморье и Приамурье — от нижнего течения р. Зея до оз. Болонь), а второй, представленный типовой разновидностью, — к его островным территориям (южный и средний Сахалин, Южные Курилы) и, возможно, также на Нижнем Амуре. В отличие от var. *heterotropoides,* с ее равномерной багряно-коричневой окраской околоцветника (распространена в Японии и на островах РДВ), у растений из Приморья — пестроокрашенный (двуцветный) околоцветник, что свойственно var. *mandshuricum*. Китай и Япония считаются областью видового разнообразия рода *Asarum* s. l., а оба рассматриваемых вида нередко принимаются в качестве особого, восточноазиатского рода *Asiasarum* F. Maek. Число хромосом (2n = 26) для «*Asiasarum heterotropoides* var. *mandshuricum* (Maxim.) F. Maek.» сообщается в специальной работе, посвященной особенностям кариотипа в этом роде (Choi et al., 1998). В РФ этот таксон исследован впервые.

ASTERACEAE

Bidens parviflora Willd., **2n = 24**. Приморский край: залив Петра Великого, о-в Русский, бухта Рында, 7 X 2004, № 9835, В. Селедец (Э. Р.); Михайловский р-н, пос. Ново-Шахтинск, 23 VII 2007, № 10649, В. Лапенко (Э. Р.); Шкотовский р-н, пос. Шкотово, обочина дороги, 13 X 2007, № 10776, В. Нечаев (З. К.). **2n = 48**. Приморский край, Надеждинский р-н: близ ж.-д. станции Раздольная, на щебнистом субстрате, 16 IX 2007, № 10765, В. Нечаев (З. К.); пос. Раздольное, на придорожной насыпи, 12 VIII 2007, № 10671, В. Нечаев (Э. Р.).

Восточносибирско-дальневосточный скально-отмельный вид, антропофит. Распространен на РДВ преимущественно на юге Приморского края. Единственный из видов череды, обитающих на РДВ, который совершенно не связан с избыточно увлажненными местообитаниями. Для него на РДВ (в Приморском крае) до сих пор выявляли только тетраплоидное число хромосом 2n = 48 (см.: Агапова и др., 1990; Волкова и др., 1999), однако в Китае у *B. parviflora* был выявлен поразительный (для видов этого рода) полиморфизм: 2n = 24, 36, 48, 72, 84, 96 (см.: Index.., 1998).

Полученное нами число хромосом 2n = 24 наименьшее в роде, и его, очевидно, можно считать диплоидным (2×).

Ixeridium gramineum (Fisch.) Tzvel., **2n = 14** (А. Ш.). Амурская обл.: г. Благовещенск, левый берег р. Амур, сквер у реабилитационного центра, 24 V 2005, № 56, А. Шатохина; Архаринский р-н, 5 км к югу от пос. Кундур, разнотравный луг, 25 VIII 2005, № 62, А. Шатохина. **2n = 14 + 2B, 21** (Э. Р., А. Ш.). Приморский край, окр. ж. д. станции Раздольная, южный склон, кустарниковые заросли, 2 VII 2005, № 9801, В. Нечаев. **2n = 28** (Э. Р.). Приморский край: Михайловский р-н, пос. Ново-Шахтинск, на ж.-д. путях, 29 VII 2007, № 10658, В. Лапенко; Надеждинский р-н, окр. ж.-д. станции Кипарисово, обочина дороги между поселками Кипарисово и Таежное, на щебнистом отвале грунта, 3 VI 2002, № 8799, Н. Пробатова, В. Селедец. **2n = c.42** (Э. Р.). Республика Бурятия, окр. г. Улан-Удэ, фрагмент остепненного луга у аэропорта, 4 IX 1989, № 6961, Н. Пробатова, В. Селедец.

Восточносибирско-дальневосточный опушечно-луговой вид. Ранее из Амурской обл. (Селемджинский р-н) было приведено 2n = 16 (Волкова, Бойко, 1989). Вид несколько раз исследовали в Приморском крае: 2n = 30 — Октябрьский р-н, с. Фадеевка; о-в Русский в заливе Петра Великого (Соколовская, Пробатова, 1986; Рудыка, 1995), но, возможно, что это число следует принимать как 2n = 28, а 2n = 16 — как 2n = 14 (+ B-хромосомы?), так как для рода *Ixeridium* ныне признается основное число x = 7, и у видов рода нередки B-хромосомы. Других данных для *I. gramineum* мы в литературе не встретили.

Tephroseris gurensis* Barkalov (*T. praticola* auct.; *Senecio asiaticus* Schischk. et Serg.), **2n = 48 (А. С.). Хабаровский край, Ульчский р-н, юго-восточный берег оз. Удыль в 12 км от устья протоки Ухта, кустарниковые заросли, 30 VI 1978, № 5306, Н. Пробатова, Э. Рудыка.

Амуро-охотский опушечно-луговой и скальный вид. Число хромосом исследовано впервые. Также 2n = 48 было приведено с Алтая и из Тувы для близкого вида «*Senecio praticola*» (см.: Агапова и др., 1990).

BERBERIDACEAE

Epimedium macrosepalum Stearn, **2n = 12** (Э. Р.). Приморский край, Партизанский р-н, около 3 км к северо-востоку от ж.-д. станции Партизан, дубово-кленовый лес (*Quercus mongolica* + *Acer pseudosieboldiana*) по западному склону, 23 V 2006, № 10174, А. Кожевников, З. Кожевникова.

E. macrosepalum — эндем юго-восточной части Сихотэ-Алиня, горно-лесной вид. Долгое время он ошибочно синонимизировался рядом авторов с *E. koreanum* Nakai. Число хромосом у него было недавно исследовано из «классического местонахождения» (Пробатова, Рудыка, Павлова и др., 2006). Это число 2n = 12 у вида константно.

BETULACEAE

Corylus mandshurica Maxim., **2n = 22** (Э. Р.). Приморский край, Тернейский р-н, в 25 км севернее пос. Терней, Сихотэ-Алинский биосферный заповедник, урочище Майса, долинный смешанный лес, 23 IX 2005, № 10006, В. Селедец.

Амуро-корейский лесной вид; широко распространен в южной континентальной части РДВ, где он связан с хвойно-лиственными лесами. Мы нашли лишь в старой литературе число хромосом для *C. mandshurica*, 2n = 22 (см.: Хромосомные.., 1969 — как «*C. rostrata* var. *mandshurica* (Maxim.) Regel»). Недавно нами был исследован и другой вид лещины флоры РДВ — C. *heterophylla* Fisch. ex Trautv., где было также выявлено 2n = 22 (Пробатова, Рудыка, Шатохина и др., 2006), но для него приводится в литературе и 2n = 28 (Baranec, Murin, 2003 — цит. по: Index.., 2006). Проблеме основного числа хромосом (x) в роде *Corylus* L., где постоянно выявляли 2n = 22 и 28, причем иногда для одного и того же вида (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1981), посвящена специальная работа Oginuma et al. (1998, цит. по: Index.., 2003). Вид исследован впервые для РФ.

BORAGINACEAE

Myosotis caespitosa K. F. Schultz, **2n = 48** (Э. Р.). Хабаровский край, р-н им. Лазо, окр. пос. Хор, на берегу протоки р. Хор, 8 VIII 2005, № 10104, В. Баркалов.

Евразиатский луговой вид, чрезвычайно полиморфный, также и в кариологическом отношении. Вид впервые исследован в бассейне Амура. Число хромосом 2n = 48 ранее приводили для *M. cespitosa* из Сибири, Восточный Саян (см.: Агапова и др., 1990), а на РДВ 2n = 48 нами было выявлено на южных Курильских островах, о-в Итуруп (Пробатова, Соколовская, 1990). В литературе для этого вида чаще всего приводили 2n = 88, но также 2n = 22, 44, с.80, 86 (см. Хромосомные.., 1969; Index.., 1981, 1984, 1985, 1988, 1990, 1991; Агапова и др., 1990).

CARYOPHYLLACEAE

+*Lychnis chalcedonica* L., **2n = 24** (Э. Р.). Хабаровский край, Комсомольский р-н, бывший пос. Мачтовый, р. Мачтовая (бассейн Амура), луговины на месте строений, очень часто, 6 VIII 2005, № 9921, В. Баркалов.

Восточноевропейско-центральноазиатско-южносибирский вид, на РДВ — заносный или ушедший из культуры. Впервые зарегистрирован во флоре РДВ, и соответственно здесь впервые исследован. В литературе для *L. chalcedonica* указывается (в том числе — из Западной Сибири) число хромосом 2n = 24, очень редко также 2n = 18 и 48 (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1984, 1985, 1994; Агапова и др., 1990).

Moehringia lateriflora (L.) Fenzl,* **2n = 24**. Хабаровский край, окр. г. Хабаровска, фрагменты лесной растительности в дачном массиве, 2003 г., № 9136, Д. Цыренова (Э. Р.); Приморский край: Тернейский р-н, Сихотэ-Алинский биосферный заповедник, урочище Благодатное, приморская терраса, 3 VII 2006, № 10342, И. Нестерова (А. Ш.); Хасанский р-н, бассейн р. Грязная (в нижней части), юго-восточный склон, близ водораздела, дубняк осмундовый, 19 V 2003, № 8977, Н. Павлова (А. Ш.).

Восточноевропейско-североамериканский преимущественно лесной вид, выходящий и на морские побережья РДВ; вид чрезвычайно полиморфный (даже в эколого-фитоценотическом отношении), но относительно слабо исследованный. Для него в литературе указывали числа хромосом 2n = 36 (Гурзенков, 1995 — из Приморского края), 2n = 48 — с Чукотки, Амура, Сахалина и Курильских островов, а также из Северной Америки (см.: Index .., 1985, 1988; Агапова и др., 1990; Пробатова, Рудыка, Баркалов и др., 2006; Probatova et al., 2006; новые данные А. А. Гнутикова, полученные на материале с Амура). Нами выявлено новое число хромосом для вида — 2n = 24: наименьшее для рода, оно уже было известно в литературе у других видов этого рода. Примечательно, что *M. lateriflora* имеет и наиболее обширный ареал. Представляет интерес исследовать распределение полиплоидных рас в ареале *M. lateriflora*, а также — вопрос об основном числе хромосом в этом роде (x = 6 или 12?).

Silene macrostyla* Maxim., **2n = 24 (З. К.). Приморский край, Шкотовский р-н, окр. пос. Шкотово, скалистый склон, дубняк, 13 X 2007, № 10794, В. Нечаев.

Амуро-корейский опушечно-луговой и скальный вид; распространен на РДВ в южном течении Амура и на юге Приморья. Число хромосом определено для него впервые. У близкого вида *S. foliosa* Maxim., тяготеющего к морскому побережью, нами также было установлено 2n = 24 на островах залива Петра Великого, в Дальневосточном морском заповеднике (см.: Агапова и др., 1990).

CELASTRACEAE

Euonymus maackii* Rupr., **2n = 64 (Э. Р.). Амурская обл., 40 км к северу от г. Благовещенска, 2 км от урочища Мухинка, берег р. Зея, 30 IX 2007, № 10750, Н. Пробатова, В. Селедец.

Восточносибирско-дальневосточный (преимущественно амуро-корейский) опушечно-лесной вид. В литературе данных о числе хромосом для вида нами не найдено.

CONVALLARIACEAE

Clintonia udensis Trautv. et C. A. Mey., **2n = 14** (Э. Р.). Амурская обл., Архаринский р-н, 50 км к юго-востоку от ж.-д. станции Архара, Хинганское лесничество, хвойно-широколиственный лес, 10 V 2007, № 10596, С. Кудрин, В. Капустина.

Охотско-амуро-японский лесной вид, еще очень слабо исследованный; единственный представитель небольшого (6 видов) гималайско-восточноазиатско-североамериканского рода во флоре РФ. Как мы и предполагали (Пробатова, Баркалов, Рудыка, 2007), в материковой части РДВ обитает диплоидная (с 2n = 14) раса *C. udensis*. Диплоидную расу вида выявляют как будто и в Китае (см. Index.., 2000). Существование более древней (диплоидной) расы в материковой части ареала *C. udensis* представляет большой интерес, и оно нуждается в новых подтверждениях; желательны также новые подтверждения тетраплоидного числа хромосом 2n = 28 у островных (Сахалин, Япония) популяций вида (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1968, 1981, 1990, 1991, 1996, 2000). Кариогеография рода *Clintonia* рассматривается в специальных публикациях (Li S.-f., Chang Z.-y., 1996; Li S.-f. et al., 1996 — цит. по: Index.., 2000).

EPHEDRACEAE

Ephedra monosperma C. A. Mey., **2n = 14** (З. К.). Приморский край: Ольгинский р-н, устье р. Милоградовка, морское побережье, песчаная коса с редкими кустарниками (*Rhododendron sichotense, Berberis amurensis, Rosa rugosa, Juniperus davurica*), за высоким прибрежным валом, 14 VI 2006, № 10445, А. Кожевников, З. Кожевникова; Лазовский р-н, устье р. Киевка, низкотравные луговины на песках морского побережья, 3 IX 2007, № 10934, А. Кожевников, З. Кожевникова.

Преимущественно южносибирско-центральноазиатский вид, заходящий на РДВ на юге Приморья, где он редок и встречается на песчаных дюнах морского побережья. Систематическое положение *E. monosperma* дискуссионно, оно нуждается в специальном исследовании. Мы нашли в литературе единственное указание числа хромосом у *E. monosperma* — из Китая (Тибет): 2n = 14 (Liu Y.-h. et al., 1994 — цит. по: Index.., 2000). В РФ число хромосом у вида определено впервые.

EUPHORBIACEAE

Euphorbia komaroviana* Prokh., **2n = 20 (Э. Р.). Приморский край, залив Петра Великого, о-в Малый, 3 VII 2007, № 10949, В. Селедец.

Преимущественно амуро-корейский скально-лесной (?) вид, выходящий на морское побережье. На Амуре он, однако же, встречается довольно редко. Данных по числу хромосом для этого вида в литературе нами не обнаружено.

IRIDACEAE

Iris uniflora Pall. ex Link, **2n = 32** (Э. Р.). Приморский край: Октябрьский р-н, в 3—4 км к западу от пос. Синельниково, крутой склон левого коренного берега р. Суйфун, 29 V 2007, № 10593, А. Кожевников, З. Кожевникова; окр. г. Находка, склон горы Сестра, обращенный к устью р. Партизанской, нижняя часть, на скалистых уступах, 8 VI 2007, № 10594, А. Кожевников, З. Кожевникова; Лазовский р-н, побережье Японского моря южнее пос. Глазковка, бухта Заря, низкотравный луг на песках по берегу, 29 VII 2007, № 10641, А. Кожевников, З. Кожевникова; Шкотовский р-н, окр. пос. Шкотово, Уссурийский залив, дубняк, на береговых скалах, 27 V 2006, № 10180, В. Нечаев. **2n = 48** (Э. Р.). Приморский край, п-ов Муравьева-Амурского, хр. Океанский, дубняк, 30 V 2007, № 10571, В. Нечаев.

Восточносибирско-дальневосточный опушечно-луговой вид, очень полиморфный. Ранее на РДВ он был исследован в Приморском крае: в бассейне р. Рудной — 2n = 16, на о-ве Попова в заливе Петра Великого — 2n = 48 (см.: Агапова и др., 1990); в Амурской обл. — 2n = 32 (Пробатова, Рудыка, Павлова и др., 2006) и 2n = 48 (Шатохина, 2006). Указания для этого вида 2n = 42 из Амурской обл., Сковородино (см.: Агапова и др., 1990), а также из Сибири (см.: Index.., 1988), как и 2n = с.46 (определение А. А. Гнутикова на нашем материале с Амура), — скорее, следует принимать как гексаплоидное число 2n = 48. Дальнейшие исследования *I. uniflora* в Приморском крае (Пробатова, Рудыка, Кожевников и др., 2007) и приведенные здесь новые определения хромосом показывают, что тетраплоидная раса вида (с 2n = 32) распространена наиболее широко. Числа хромосом подтверждают очень значительный полиморфизм у *I. uniflora*. Растения образца № 10594 с известняковой горы Сестра чрезвычайно узколистные.

LAMIACEAE

+*Nepeta cataria* L., **2n = 34** (Э. Р.). Амурская обл., Благовещенский р-н, 40 км к северо-западу от г. Благовещенска, с. Новинка, близ дачных участков, 3 IX 2005, № 10078, Т. Иваныкина.

Средиземноморско-южносибирско-центральноазиатский вид, заносный или одичавший из культуры в ряде регионов, также и в Северной Америке. Культивируется на дачных участках в южной части РДВ как ароматическое и иногда встречается как сорно-рудеральное растение. В бассейне Амура этот вид исследован впервые. В Приморском крае для него было получено другое число хромосом — 2n = 36 (Рудыка, 1995), и его же указывали из Кореи (см.: Index.., 1984). В литературе для *N. cataria* приводятся 2n = 18, 32, 34, 36, и создается впечатление, что два последних числа (2n = 34 и 36) встречаются примерно с одинаковой частотой (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1984, 1985, 1988, 1996; Агапова и др., 1990).

ORCHIDACEAE

Ephippiantus sachalinensis Reichenb. fil., **2n = 40** (Э. Р.). Хабаровский край, Ульчский р-н, 2—2.5 км западнее бухты Табо, восточный отрог горы Лобаз, елово-пихтовый мелкотравно-зеленомошный лес, 5 VIII 2005, № 10334, А. Кожевников.

Преимущественно циркум-япономорский лесной вид, недавно исследованный нами впервые на РДВ — на Курильских островах, о-в Уруп (2n = 36 — Probatova et al., 2006). Для *E. sachalinensis* из литературы были известны числа хромосом 2n = 36, 40 и 42, полученные на материале из Японии и приведенные под синонимичным названием «*E. schmidtii*» (см.: Хромосомные.., 1969). В бассейне Амура (и в материковой части РДВ) этот вид исследован впервые.

Listera cordata (L.) R. Br., **2n = 38** (Э. Р.). Хабаровский край, Ульчский р-н, 2—2.5 км западнее бухты Табо, восточный отрог г. Лобаз (218 м над ур. м.), елово-пихтовый лес, 3 VIII 2005, № 10330, А. Кожевников.

Голарктический лесной вид. Ранее на РДВ он был исследован только на Сахалине (см.: Пробатова, Баркалов, Рудыка, 2007). Для *L. cordata* имеется много сообщений о числе хромосом: преимущественно 2n = 38, однако указываются также 2n = 34 + 0—9B, 36, 36—38, 38—43, 39, 40, 40—41, 42, 44 (см.: Хромосомные.., 1969; Агапова и др., 1993; Index.., 1968, 1984, 1988, 1991, 1994, 1998, 2006).

Listera nipponica Makino, **2n = 38** (Э. Р.). Хабаровский край, Ульчский р-н, 2—2.5 км западнее бухты Табо, восточный отрог г. Лобаз, елово-пихтовый лес, 3 VIII 2005, № 10329, А. Кожевников.

Амуро-японский лесной вид; как и следующий вид, он очень спорадично распространен на РДВ. В РФ *L. nipponica* исследован впервые. Из Японии для этого вида уже было известно 2n = 38 (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1991).

Listera pinetorum Lindl. (*L. savatieri* Maxim. ex Kom.; *L. yatabei* Makino), ***2n = 38** (Э. Р.). Хабаровский край, Ульчский р-н, 2—2.5 км западнее бухты Табо, восточный отрог г. Лобаз, елово-пихтовый лес, очень редко, 6 VIII 2005, № 10328, А. Кожевников.

Восточносибирско-дальневосточный (?) лесной вид. В РФ исследован впервые. Для *L. pinetorum* Lindl. в литературе было указано 2n = 40 (см.: Index.., 1981).

PAPAVERACEAE

Hylomecon vernalis Maxim., **2n = 24** (Э. Р.). Хабаровский край, г. Комсомольск-на-Амуре, Силинский природный лесопарк, 2002 г., № 8803, С. Бабкина.

Амуро-корейский лесной вид, представитель олиготипного (с 1—2 видами) восточноазиатского рода *Hylomecon* Maxim., близкого к *Chelidonium* L. Ранее *H. vernalis* был исследован в Приморском крае (где он обычен на юге), близ г. Владивостока (2n = 24 — см.: Агапова и др., 1993). Это первое определение числа хромосом у вида в бассейне Амура, причем — у северной границы его ареала. Для близкого вида *H. japonicum* (Thunb.) Prantl из Японии сообщали 2n = 12, а из Кореи — 2n = 24 (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1981).

PHYTOLACCACEAE

+*Phytolacca acinosa* Roxb., **2n = 36** (Э. Р.). Приморский край, Надеждинский р-н, окр. пос. Ключевое, самосев на дачном участке, 13 X 2005, № 10443, А. Кожевников, З. Кожевникова.

Южноазиатско-восточноазиатский вид, изредка культивируемый на дачных участках в Приморском крае, иногда дичающий. В литературе для него известно число хромосом 2n = 36 (см.: Хромосомные.., 1969).

POACEAE

Agrostis geminata Trin., **2n = 42** (Э. Р.). Камчатка, близ Мутновской геотермальной электростанции, 2002 г., № 9691, О. Чернягина.

Северопацифический отмельный вид, редкий на РДВ (был известен только в Кроноцком заповеднике на Камчатке). Обитает у термальных источников. Ранее *A. geminata* был исследован из Кроноцкого заповедника: 2n = 42 (Пробатова, 1984).

Agrostis pauzhetica* Probat., **2n = 28, 42 (А. С.). Камчатка, Елизовский р-н, Кроноцкий заповедник, Семячикское лесничество, среднее течение р. Гейзерной, термальные площадки у ручья Водопадного, VIII 1979, № 6334, В. Николаенко. **2n = 42** (А. С.). Камчатка, Елизовский р-н, Кроноцкий заповедник, Долина Гейзеров, 2 VIII 1982, № 6106, А. Мельникова.

Эндем п-ова Камчатка; встречается на отмелях, близ термальных источников. Число хромосом здесь приводится для *A. pauzhetica* впервые. По недоразумению, число хромосом, указанное для *A. geminata,* было отнесено к *A. pauzhetica* (см.: Index.., 1988; Агапова и др., 1993; Пробатова, Кожевников, Баркалов и др., 2006), хотя для последнего вида еще не было опубликованных данных.

Arthraxon centrasiaticus (Griseb.) Gamajun. (*A. hispidus* subsp. *centrasiaticus* (Griseb.) Tzvel.), **2n = 36** (Э. Р.). Приморский край, Михайловский р-н, 2.5 км на юго-запад от пос. Ново-Шахтинск, лесопитомник, у зарослей шиповника, 28 IX 2002, № 9265, В. Лапенко.

Преимущественно восточносредиземноморско-центральноазиатский отмельно-луговой вид, антропофит. Полиморфный вид. На РДВ он встречается сравнительно редко и, скорее всего, имеет здесь участок вторичного ареала, расселяясь на антропогенно измененных местообитаниях. Не всегда достаточно четко отличается от гораздо более обычного и массового на юге нашего региона *A. langsdorffii* (Trin.) Roshev. (см. ниже): не исключаем, что последнее обстоятельство может быть следствием гибридного «поглощения» A. *centrasiaticus* со стороны *A. langsdorffii.* Считается наиболее ксероморфным представителем небольшого, преимущественно тропического рода *Arthraxon* из трибы *Andropogoneae.* Вид почти не исследован в кариологическом отношении: до сих пор существовало единственное, наше определение хромосом у *A. centrasiaticus* из Хабаровского края, Ургал (2n = 36, см. Агапова и др., 1993). Тетраплоид (4x, при x = 9).

Arthraxon langsdorffii (Trin.) Roshev., **2n = 36** (Э. Р.). Приморский край, побережье залива Восток, песчаный пляж, 25 IX 2002, № 8960, В. Нечаев.

Центральноазиатско-восточноазиатско-южноазиатский отмельно-луговой вид, антропофит. Очень полиморфный вид. Наиболее обычен на юге Приморья. Ранее для *A. langsdorffii* мы также определяли 2n = 36 с о-ва Русский в заливе Петра Великого и на мысе Песчаный напротив г. Владивостока (см. Агапова и др., 1993). Других определений хромосом нами не найдено, однако для «*A. hispidus*» (скорее всего, в широком смысле) из Индии, Японии и Китая приводили 2n = 36, а в ранних источниках было и 2n = 40 (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1985).

Calamagrostis latissima (Worosch.) Probat., **2n = c.100** (А. С.). Приморский край, Дальнегорский р-н, окр. пос. Рудная Пристань, скалистый склон морского берега, IX 1985, № 6621, Н. Пробатова, В. Селедец. ***2n = 112** (Э. Р.). Приморский край, Чугуевский р-н, Сихотэ-Алинь, массив горы Облачной (бассейн р. Уссури), высота 1550—1600 м над ур. м., в поясе кедрового стланика, на каменистых участках, 27 IX 1997, № 7478, Е. Кудрявцева.

Преимущественно сихотэалинский скально-лесной вид. Эндем РДВ. Число хромосом его было исследовано лишь однажды — в Сихотэ-Алинском заповеднике (Тернейский р-н Приморского края), где нами было выявлено 2n = с. 100 (см.: Агапова и др., 1993).

Calamagrostis sachalinensis Fr. Schmidt, **2n = 56** (А. С.). Хабаровский край, Сихотэ-Алинь, бассейн р. Хор, система р. Сукпай, верховья рек Тагему и Правая Има-Сикчи, подгольцовый пояс, 1600 м над ур. м., крутой склон, 2 IX 1982, № 6337, И. Вышин.

Преимущественно сахалино-южнокурильско-японский (циркум-япономорский?) горнолесной вид, заходящий на Сихотэ-Алинь, где он редок. Описан с Сахалина. Это первое определение числа хромосом у вида для материковой части РДВ. На Сахалине и южных Курильских островах (о-в Кунашир) у *C. sachalinensis* мы выявляли 2n = 42, однако из Японии для этого вида известны числа хромосом 2n = 28, 42, 56 (см.: Пробатова, Баркалов, Рудыка, 2007).

Eragrostis imberbis* (Franch.) Probat. **(E. pilosa* subsp. *imberbis* (Franch.) Tzvel.**)**, **2n = 40** (А. Ш.). Амурская обл., Октябрьский р-н, в 2 км к востоку от с. Варваровка, в канаве у дороги, 8 VIII 2001, № 9140, А. Денисенко (Шатохина).

Амуро-японский (?) отмельный и рудеральный вид, относительно редкий на РДВ. Характеризуется отсутствием длинных волосков на влагалищно-пластиночных сочленениях листьев и крупными метелками. Мы не нашли в литературе данных о числе хромосом у *E. imberbis*.

Eragrostis pilosa (L.) Beauv., **2n = 20** (Э. Р.). Приморский край: побережье залива Восток, русло р. Волчанки, на отмели, 25 IX 2004, № 9754, В. Нечаев; залив Петра Великого, о-в Попова, морской берег близ пирса пос. Старк, 12 IX 1997, № 7602 , Н. Пробатова, В. Селедец.

Евразиатский отмельный и рудеральный вид. Очень полиморфный, что находит выражение и в его кариологической характеристике: для *E. pilosa* многочисленные авторы сообщали 2n = 20, 30, 35, 36, 40, 50, 60, причем большинство определений приходится на 2n = 40 (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1981, 1984, 1988, 1990, 1991, 1994, 1998; Агапова и др., 1993). На РДВ этот вид исследован впервые, и нами получено редкое для *E. pilosa* — диплоидное число хромосом 2n = 20.

***Leymus littoralis* (Griseb.) Peschkova, **2n = 28** (Э. Р.). Республика Бурятия, Прибайкальский р-н, 5 км к югу от пос. Турка, песчаные дюны на берегу оз. Байкал, 11 IX 2004, № 10535, В. Чепинога.

Преимущественно восточносибирский (заходит также в Монголию) отмельный вид, псаммофит. Распространен главным образом вокруг Байкала и в бассейне р. Лены (Пешкова, 1990). Исследован впервые. Число хромосом 2n = 28 наиболее характерно для рода *Leymus* Hochst. (оно же — и наименьшее в этом роде).

Melica komarovii Lucznik, **2n = 18** (Э. Р.). Приморский край, Партизанский р-н, в 3 км от с. Мельники, р. Мельники (приток р. Партизанской), ключ Киевский, кедрово-широколиственный лес, 20 V 2007, № 10564, В. Нечаев.

Преимущественно китайско-корейский лесной вид, заходящий на юг Приморского края. Ранее он был исследован лишь однажды: с о-ва Попова в заливе Петра Великого (2n = 18 — см.: Агапова и др., 1993). Других данных не было.

Poa raduliformis Probat., **2n = 42** (Э. Р.). Магаданская обл., Тенькинский р-н, окр. стационара ИБПС «Контакт», опушка лиственничника, 20 VIII 1993, № 7064, Н. Пробатова, В. Селедец. **2n = 70—72** (А. С.). Хабаровский край, Ульчский р-н, окр. с. Солонцы, опушка лиственничника, 1 VII 1978, № 5081, Н. Пробатова, Э. Рудыка.

Восточносибирско-дальневосточный опушечно-лесной вид, заходящий в Монголию, встречается также в Северо-Восточном Китае и на п-ове Корея. Довольно широко распространен на РДВ, но всюду спорадичен. Описан из Амурской обл. (бассейн р. Тырмы). Характерный вид опушек и вырубок лиственничников, встречается также среди кустарников и на галечниках речек; до нижнего горного пояса. Вид, несомненно, гибридогенный (межсекционный гибрид, предположительно — с участием видов секций *Poa* и *Homalopoa*), однако по совокупности признаков мы относим его к секции *Poa,* типовая подсекция (некоторыми авторами это оспаривалось). Наличие нескольких цитотипов внутри видов секции *Poa* наблюдается нередко. Других данных для этого вида не было.

Poa sergievskajae Probat., **2n = 42** (Э. Р.). Магаданская обл., Ольский р-н, р. Яма в 23 км выше пос. Ямск, лиственнично-еловый лес, 7 VIII 1988, № 6940, А. Беркутенко; Еврейская автономная обл., Октябрьский р-н, берег р. Амур в 1 км южнее устья р. Медвежьей, долинный ильмово-широколиственный лес, 6 VII 1997, № 7608, Т. Рубцова. **2n = 56** (А. С.). Хабаровский край, Ульчский р-н, юго-восточный берег оз. Удыль в 8 км от устья протоки Ухта, ивняк, 24 VIII 1981, № 5898, Н. Пробатова, В. Селедец; Иркутская обл., побережье оз. Байкал в 17 км к северо-востоку от пос. Листвянка, у пос. Большие Коты, опушка лиственнично-соснового леса на склоне, 13 IX 2007, № 10839, Н. Пробатова, В. Селедец.

Восточносибирско-дальневосточный опушечно-лесной и отмельный вид. Ранее он был нами исследован в бассейне Амура: в верхней (Тында) и средней (Софийское) его частях, где также были получены эти числа хромосом (2n = 42 и 56; см.: Агапова и др., 1993). Новые определения хромосом у *Poa sergievskajae* подтверждают существование в пределах вида двух цитотипов (с 6× и 8×).

Poa vorobievii Probat., **2n = 28.** Приморский край: п-ов Муравьева-Амурского, Уссурийский залив, бухта Муравьиная (Тавайза), 21 X 2004, № 9576, Н. Пробатова, В. Селедец (А. Ш.); Хасанский р-н, мыс Гамова, крутой склон в окрестностях маяка, 16 X 2004, № 9559, А. Шатохина, В. Чепинога (Э. Р.).

Условный эндем побережья Японского моря, прибрежноморской (преимущественно скальный) вид из секции *Stenopoa,* характерный для материкового побережья и островов юга Приморья (он известен также в Хабаровском крае, близ Совгавани). Описан с о-ва Рейнеке в заливе Петра Великого. Ранее он был исследован на островах Дальневосточного морского биосферного заповедника и на о-ве Русский близ Владивостока, всюду установлено 2n = 28 (Рудыка, 1995; Пробатова и др., 1998; Пробатова, Рудыка, Баркалов и др., 2006). Константность числа хромосом однако же не характерна для видов секции *Stenopoa,* где обычно выявляются по два-три (и более) цитотипов.

Tripogon chinense (Franch.) Hack., **2n = 20** (Э. Р.). Еврейская автономная обл., Октябрьский р-н: окр. с. Союзное, левый берег р. Амур выше устья р. Подойница, береговые скалы, 8 IX 2004, № 9662, А. Ермошкин, В. Грибков; окр. с. Екатерино-Никольское, Медвежий Утес, левый берег р. Амур, расщелины скал, 6 IX 2004, № 9663, А. Ермошкин, В. Грибков.

Южносибирско-амурский скально-степной вид; едва заходит в пределы РФ на южном Амуре, у северной границы ареала этого преимущественно тропического и субтропического рода. Ранее этот очень редкий на РДВ «краснокнижный» вид был исследован лишь однажды (и также близ Екатерино-Никольского, 2n = 20 — Рудыка, 1990).

POLEMONIACEAE

+*Collomia linearis* Nutt., **2n = 16** (З. К.). Приморский край, Михайловский р-н, к западу от пос. Ново-Шахтинск, на ж.-д. насыпи, 22 VII 2007, № 10867, В. Лапенко.

Североамериканский вид, заносный в ряде регионов и стран Евразии. На РДВ он постепенно распространяется в южных районах. Ранее он был нами исследован в Хабаровском крае, близ Большехехцирского заповедника (2n = 16 — Пробатова и др., 1991). В литературе для вида также указывается 2n = 16 (см.: Хромосомные.., 1969).

POLYGONACEAE

Acetosa pratensis Mill. (*Rumex acetosa* L.), **2n = 14** (Э. Р.). Амурская обл., Архаринский р-н, в 3 км к северу от пос. Архара, луг, 15 VIII 2001, № 8562, В. Капустина.

Голарктический отмельно-луговой вид, распространен в южной материковой части РДВ. Для него в литературе (почти во всех источниках справочного характера!) имеются очень многочисленные данные: преимущественно 2n = 14 и 15, а также 16, 21, 22, 27, 28, 29, иногда — указания на В-хромосомы. Однако на РДВ этот вид исследован впервые.

Rumex aquaticus L. (*R. protractus* Rech. fil.), **2n = c. 120** (Э. Р.). Хабаровский край, Комсомольский р-н, бывший пос. Мачтовый, р. Мачтовая (бассейн Амура), 6 VIII 2005, № 10506, В. Баркалов.

Евразиатский отмельно-болотный вид, широко распространенный на РДВ, где выходит и на морские побережья. На РДВ исследован впервые. Для вида в литературе имеются многочисленные указания очень высоких чисел хромосом: 2n = 100, >100, с. 128, 140, с. 200, 200 (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1981, 1990, 1994, 1998, 2000; Агапова и др., 1993).

PRIMULACEAE

Lysimachia davurica Ledeb., **2n = 28** (Э. Р.). Хабаровский край, Комсомольский р-н, окр. бывшего пос. Мачтовый, р. Мачтовая (бассейн Амура), долинный лес, 5 VIII 2005, № 9908, В. Баркалов; Приморский край: Михайловский р-н, окраина пос. Ново-Шахтинск, на пустыре, 22 VII 2007, № 10747, В. Лапенко; Хасанский р-н, окр. пос. Рязановка, 1992 г., № 7502, М. Смелик; Лазовский р-н, напротив о-ва Петрова, 2007 г., № 10764, А. Кожевников, З. Кожевникова; п-ов Муравьева-Амурского, хр. Богатая Грива, окр. бухты Лазурная (Уссурийский залив), лес на склоне, 9 VII 2005, № 10038, В. Якубов; залив Петра Великого: о-в Русский, водораздел бухт Воевода и Боярин, опушка леса, 24 IX 1999, № 7976, Н. Пробатова, В. Селедец; о-в Елены, дубняк близ мыса Ларионова, 19 IX 1997, № 7427, Н. Пробатова, В. Селедец. **2n = 42** (Э. Р.). Приморский край, Уссурийский залив, окр. пос. Большой Камень, 2007 г., № 10635, В. Нечаев.

Преимущественно амуро-японский опушечно-луговой вид, наиболее обычный вид вербейника на РДВ и неоднократно здесь исследованный. Новые определения хромосом у этого полиморфного вида снова показали, что в пределах вида существуют два уровня плоидности (4× и 6×), причем более обычна 28-хромосомная раса. Образец № 10038 примечателен тем, что его корневища при выращивании в теплице выходили на поверхность почвы в виде очень длинных толстых «столонов». В ареале *L. davurica* на РДВ постоянно наблюдаются два числа хромосом 2n = 28 и 42, однако эти кариологические расы не показывают четкой географической приуроченности: так, оба числа уже были известны у вида в Приморском крае, 2n = 28 — также в Хабаровском крае (по Амуру), а 2n = 42 известно из Амурской обл. и ныне — в Иркутской обл. (см.: Агапова и др., 1993; Пробатова и др., 1998; Пробатова, Шатохина, Рудыка, 2005; Пробатова, Рудыка, Баркалов и др., 2006; Пробатова, Гнутиков, Рудыка и др., 2008), но из Японии и Кореи известно только 2n = 42 (см.: Index.., 1984, 1991, 1994 — в том числе как «*L. vulgaris* var. *davurica*»). Следует продолжить изучение распределения хромосомных рас в ареале *L. davurica*.

PYROLACEAE

Chimaphila japonica* Miq., **2n = 26 (Э. Р.). Приморский край, п-ов Муравьева-Амурского, верховье Второй Речки, лес, 5 V 2007, № 10551, В. Нечаев.

Циркум-япономорский лесной вид. В РФ представлен только на РДВ. Мы не нашли для него данных в литературе, так что число хромосом у него, по-видимому, исследовано впервые. Для другого, более обычного, вида этого рода — голарктического циркумбореального *C. umbellata* (L.) W. Barton такое же (диплоидное) число хромосом 2n = 26 приводили неоднократно (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1985, 1998, 2003).

Orthilia secunda (L.) House (*Ramischia secunda* (L.) Garcke), **2n = 38** (Э. Р.). Приморский край, п-ов Муравьева-Амурского, верховье Второй Речки, лес, 5 V 2007, № 10568, В. Нечаев.

Голарктический лесной вид, широко распространенный почти по всему РДВ. Вид неоднократно исследовали в кариологическом отношении, и во всех случаях было выявлено 2n = 38, а на РДВ — с о-ва Врангеля (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1981, 1988, 1991, 1994; Агапова и др., 1993).

RANUNCULACEAE

Aquilegia viridiflora Pall., **2n = 16** (Э. Р.). Еврейская автономная обл., окр. с. Екатерино-Никольское, Медвежий утес на берегу Амура, скалы у вершины, 17 VI 2005, № 10103, В. Якубов.

Центральноазиатско-восточносибирско-амурский опушечно-луговой и скальный вид. На РДВ он заходит преимущественно на Верхнем Амуре и считается редким видом; он ранее не был исследован на РДВ в кариологическом отношении. Мы нашли для *A. viridiflora* в литературе единственное определение хромосом (2n = 16), без указания на происхождение материала (см.: Агапова и др., 1993), однако в последнее время оно же было получено нами для этого вида из Читинской обл. (Пробатова, Рудыка, Кожевников и др., 2007).

Ranunculus pseudograndis* (Worosch.) Luferov, **2n = 14 (Э. Р.). Хабаровский край, Ульчский р-н, окр. пос. Де-Кастри, залив Чихачева, п-ов Клыкова, бухта Северная, западный склон, осоково-разнотравный луг, 8 VII 2005, № 10087, Т. Толмачева.

Южноохотско-северосахалинский (эндемичный) лугово-отмельный вид. Пока он известен из немногих местонахождений — в Хабаровском крае (где он был описан с р. Ботчи) и на севере Сахалина (верхнее течение р. Тымь). Как считает

В. Ю. Баркалов, от *R. acris* L. этот вид отличается разветвленными стеблями до 1 м выс., многочисленными цветками около 1.5 см в диам., чашелистиками и цветоножками с густым опушением из длинных прижатых волосков и более крупными (около 3 мм дл.) плодиками с короткими носиками. Исследован в кариологическом отношении впервые.

Thalictrum foetidum L., **2n = 14** (Э. Р.). Приморский край, окр. г. Находка, нижняя часть склона известняковой горы Сестра, обращенного к устью р. Партизанской, на скалистых уступах, единично, 8 VI 2007, № 10595, А. Кожевников, З. Кожевникова.

Евразиатский скальный вид, кальцефит. В Приморском крае он приурочен к восточному макросклону Сихотэ-Алиня. Относится к числу очень хорошо исследованных в кариологическом отношении видов, однако на РДВ число хромосом у него до нас определяли лишь однажды. В литературе приводят также 2n = 14, и имеются единичные указания на В-хромосомы (см. Хромосомные.., 1969; Index.., 1981, 1984, 1985, 1988, 1990, 1994, 1996, 2003; Агапова и др., 1993).

ROSACEAE

Potentilla acaulis L., **2n = 14** (Э. Р.). Республика Бурятия, Селенгинский р-н, 1 км южнее с. Ново-Селенгинск, каменистая горная степь с миндалем, 11 IX 2004, № 9391, Н. Пробатова, В. Селедец.

Преимущественно южносибирско-центральноазиатский скально-степной вид. На РДВ он очень редок: его приводили с берегов Амура лишь по старым сборам Р. Маака и В. Л. Комарова. Практически не исследован в кариологическом отношении. Мы нашли единственное указание числа хромосом для *P. acaulis*: 2n = 14 во «Флоре Сибири», *Rosaceae* (1988), но без указания происхождения материала или источника информации. Таким образом, нами впервые достоверно сообщается число хромосом для *P. acaulis*.

+*Potentilla bifurca* L., ***2n = 28** (Э. Р.). Хабаровский край, Комсомольский р-н, бывший пос. Мачтовый, р. Мачтовая (бассейн р. Амур), 6 VIII 2005, № 9901, В. Баркалов.

Восточноевропейско-южносибирско-центральноазиатский лугово-степной вид, антропофит. На РДВ он считается заносным и встречается здесь очень редко. В кариологическом отношении исследован слабо: для него было известно только 2n = 56 (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1984; Агапова и др., 1993). Приведенное во «Флоре Сибири», *Rosaceae* (1988) число хромосом 2n = 14 (без ссылки на источник), скорее всего, недоразумение. В группе *P. bifurca* s. l. (куда относится также очень близкий вид *P. semiglabra* Juz.) нами при многократных исследованиях диплоидного числа хромосом не наблюдалось. В последнее время эта группа видов снова рассматривается в составе особого рода — *Sibbaldianthe* Juz. (*Schistophyllidium* (Juz. ex Fedorov) Ikonn.), где, следуя Kurtto and Eriksson (2003), эти виды должны называться *Sibbaldianthe bifurca* s. str. и *S. bifurca* subsp. *orientale* (Juz.) Kurtto et Eriksson (=*P. semiglabra* Juz.).

Potentilla discolor* Bunge, **2n = 14 (Э. Р.). Приморский край, Ханкайский р-н, окр. пос. Турий Рог, побережье оз. Ханка, лесостепные группировки, 9 VI 2007, № 10604, В. Нечаев. **2n = 28** (А. Ш.). Амурская обл., Тамбовский р-н, Муравьевский природный парк, около 2.5 км от кордона, на залежи, 8 VI 2006, № 95, А. Шатохина, Г. Дарман.

Амуро-корейский лугово-степной вид, относительно редкий: заходит в РФ на Верхнем Амуре и на юго-западе Приморского края (в Приханковье). Вид исследован впервые, причем выявлены два числа хромосом, соответствующие двум уровням плоидности (2× и 4×), что нуждается в новых подтверждениях. При такой ситуации можно предположить, что в бассейне оз. Ханка находится более древняя часть ареала *P. discolor*, и что тетраплоидная раса (с 2n = 28), возможно, приурочена к нарушенным местообитаниям.

Potentilla semiglabra Juz., ***2n = 28.** Амурская обл., Архаринский р-н, с. Ленинское, на обочине дороги, 27 VII 2005, № 10498, Т. Толмачева (Э. Р.); Приморский край, Надеждинский р-н, окр. пос. Раздольное, обочина дороги, 3 VI 2006, № 10195, В. Нечаев (А. Ш.). **2n = 56** (А. Ш.). Еврейская автономная обл., Октябрьский р-н, в 15 км к северу от с. Екатерино-Никольское, у дороги близ берега р. Ключ, лужайка на уплотненной почве, 12 V 2006, № 10137, В. Якубов.

Кроме того, для *P. semiglabra* было получено число хромосом на материале из Китая: **2n = 28** (А. Ш.). КНР, провинция Хейлунцзян, окраина г. Харбин, дендропарк, вдоль тропы, 2 VII 2000, № 8181, Н. Пробатова, В. Селедец.

Преимущественно восточносибирско-амурский лугово-степной (отчасти отмельный) вид, ярко выраженный антропофит. Как заносное, он встречается и в приокеанических районах РДВ (Камчатка, Сахалин, Курильские острова). Очень слабо исследованный вид. Для него до сих пор было известно только число хромосом 2n = 56, по единственному определению — в бассейне р. Раздольной (Суйфун) в Приморском крае (Пробатова, Соколовская, 1988). Как видим, в пределах этого вида достоверно выявляются 2 числа хромосом (уровня плоидности) — 2n = 28 и 56 (4×, 8×), причем тетраплоидный цитотип выявлен у вида впервые; 2n = 28 также выявил А. А. Гнутиков (личное сообщение) еще на двух образцах из Амурской обл. (по сборам Н. С. Пробатовой и В. П. Селедца). *P. semiglabra* по отношению к очень близкому виду *P. bifurca* L. занимает более восточный ареал.

Rubus saxatilis L., **2n = 28** (Э. Р.). Амурская обл.: 40 км от г. Благовещенска, урочище Мухинка, лес на склоне близ турбазы «Мухинка», 4 X 2007, № 10952, Н. Пробатова, В. Селедец; Архаринский р-н, 60 км к юго-востоку от пос. Архара, Хинганское лесничество, у Тарманчуканского тоннеля, смешанный лес, 17 IX 2004, № 9484, Н. Пробатова, В. Селедец.

Евразиатский опушечно-лесной вид (заходящий также в Гренландию). Распространен на РДВ в приохотской части, а также в бассейне Верхнего и Среднего Амура. Все авторы указывают для *R. saxatilis* тетраплоидное число хромосом 2n = 28 (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1981, 1984, 1985, 1988, 1994, 1998, 2003; Агапова и др., 1993). Вид на РДВ исследован впервые.

Waldsteinia maximowicziana (Teppner) Probat., **2n = 14** (Э. Р.). Приморский край, п-ов Муравьева-Амурского, хр. Богатая Грива, восточный склон, дубовый лес с кленами, 6 V 2008, № 10968, В. Нечаев. **2n = 28** (Э. Р.). Приморский край: п-ов Муравьева-Амурского (Владивосток), верховье Второй Речки, лес, 5 V 2007, № 10548, В. Нечаев; Шкотовский р-н, около 3 км к северо-востоку от ж.-д. ст. Партизан, дубово- кленовый лес (*Quercus mongolica*, *Acer pseudosieboldiana*) по западному склону, 23 V 2006, № 10177, А. Кожевников, З. Кожевникова.

Новые определения хромосом у вальдштейнии Максимовича подтверждают, что тетраплоидная раса (с 2n = 28), по-видимому, более обычна у этого вида: в настоящее время она уже известна с Сахалина и с Нижнего Амура (близ г. Комсомольска-на-Амуре), а также из Приморского края (в бассейне р. Суйфун, в Партизанском р-не и у г. Владивостока), однако у Владивостока и в бассейне Суйфуна встречается также и диплоидная раса с 2n = 14 (Пробатова, Рудыка, Шатохина и др., 2006; Probatova et al., 2006).

SAXIFRAGACEAE

Mitella nuda L., **2n = 14** (Э. Р.). Приморский край, п-ов Муравьева-Амурского: хр. Океанский, верховье Черной Речки, чернопихтово-березовый лес, 21 IV 2007, № 10529, В. Нечаев; там же, долина Черной Речки, чернопихтово-грабовый лес, 6 V 2008, № 10984, В. Нечаев.

Сибирско-североамериканский лесной вид. Это новые случаи выявления диплоидного числа хромосом у вида (и снова — в районе г. Владивостока). Кроме него, у *M. nuda* известно также 2n = 28, установленное ранее в бассейне р. Раздольной, или Суйфун (Соколовская и др., 1989; Гурзенков, 1995), его же приводили из Северной Америки, но для других видов этого рода в литературе приводится почти исключительно диплоидное число хромосом 2n = 14 (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1984, 1985, 1990, 1991, 1998). Два уровня плоидности, выявленные у *M. nuda,* свидетельствуют о полиморфизме этого вида, распространенного в южной материковой части РДВ, что, как будто, подтверждается и признаками внешней морфологии (Харкевич, 1989). Необходимы дальнейшие исследования.

SCROPHULARIACEAE

Mazus japonicus (Thunb.) O. Kuntze, **2n = 38** (Э. Р.). Хабаровский край, Нанайский р-н, окр. пос. Маяк, берег оз. Синдинское, 7 VIII 2005, № 9884, В. Баркалов.

Восточноазиатско-южноазиатский отмельно-луговой и полусорный вид. В РФ он распространен в бассейне Амура и на крайнем юго-западе Приморья. В бассейне Амура вид исследован впервые. Ранее у *M. japonicus* нами было получено в Приморье (Владивосток) также число хромосом 2n = 38, а в литературе для этого вида приводятся 2n = 38, 40, 52 (см.: Index.., 1981, 1984, 1985, 1990; Агапова и др., 1993).

Mazus stachydifolius (Turcz.) Maxim., **2n=20** (Э. Р.). Приморский край, Ханкайский р-н, окр. пос. Турий Рог, побережье оз. Ханка, открытые остепненные группировки, 9 VI 2007, № 10603, В. Нечаев. ***2n = 38** (А. Ш.). Амурская обл., Тамбовский р-н, Муравьевский природный парк, остепненный луг, 8 VI 2006, № 90, А. Шатохина.

Амуро-корейский опушечно-луговой вид. Число хромосом у него стало известно лишь недавно — из Приморского края (Уссурийский р-н), причем были обнаружены два цитотипа: с 2n = 20 и 40 (Пробатова, Рудыка, Павлова и др., 2006). Ныне мы выявили у *M. stachydifolius* новое (не известное ранее) число хромосом 2n = 38. В бассейне Амура вид исследован впервые. Для рода *Mazus* в целом известны 2n = 20, 38, 40, 52, 60, 104 (Index .., 1981, 1984, 1985, 2003, 2006; Агапова и др., 1993).

+**Rhinanthus aestivalis* (N. Zing.) Schischk. et Serg., **2n = 14** (Э. Р.). Хабаровский край, Ульчский р-н, нижнее течение р. Яй (бассейн р. Амур), в 4 км выше впадения в нее р. Муты, обочина дороги, 1 VIII 2005, № 10077, В. Баркалов.

Европейский вид, заносный во многих регионах и странах, также в Сибири и на РДВ. Зарегистрирован преимущественно в южной половине РДВ, в том числе на островах (Сахалин, Южные Курилы). Вид исследован впервые. Такое же диплоидное число хромосом 2n = 14 известно и у некоторых других видов этого рода, хотя оно и не является единственным в роде (см.: Хромосомные.., 1969; Index.., 1981, 1985, 1994, 2000).

Veronica incana L., **2n = 34** (Э. Р.). Республика Бурятия, Селенгинский р-н, у с. Ягодное, остепненный склон, 11 IX 2004, № 9430, Н. Пробатова, В. Селедец;

Амурская обл., в 6 км к северо-западу от Белогорска, р. Томь, речная долина у устья старицы юго-западнее с. Томское, сухие песчаные задерненные участки, 24 VIII 2006, № 10363, В. Верхолат.

Преимущественно евросибирско-дальневосточный луго-степной вид. На РДВ он распространен главным образом на Верхнем Амуре. В литературе для него указываются 2n = 32, 34, >60, 68, но в последнее время — чаще 2n = 34, в том числе из Якутии и Красноярского края (см.: Index.., 1985, 1998, 2006; Агапова и др., 1993). На РДВ *V. incana* исследован впервые.

Гербарные образцы изученных растений хранятся в Гербарии (VLA) БПИ ДВО РАН, г. Владивосток.

Благодарности

Авторы благодарят В. А. Нечаева, А. А. Гнутикова, В. Н. Капустину и В. П. Верхолат за содействие в наших исследованиях.

Работа выполнялась при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 98-04-49455, 04-04-49750, 07-04-00610).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агапова Н. Д., Архарова К. Б., Вахтина Л. И. и др. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: семейства *Aceraceae — Menyanthaceae*. Л., 1990. 509 с.

Агапова Н. Д., Архарова К. Б., Вахтина Л. И. и др. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: семейства *Moraceae — Zygophyllaceae*. СПб., 1993. 430 с.

Волкова С. А., Бойко Э. В. Числа хромосом представителей некоторых семейств флоры советского Дальнего Востока // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 12. С. 1810—1811.

Волкова С. А., Бойко Э. В., Гавриленко И. Г. Числа хромосом представителей некоторых семейств флоры Приморского края // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 2. С. 140—141.

Гурзенков Н. Н. Хромосомные числа некоторых растений Дальнего Востока // Биологические исследования на Горнотаёжной станции. Вып. 2. Уссурийск, 1995. С. 129—139.

Кожевникова З. В., Коркишко Р. И., Кожевников А. Е. Asarum heterotropoides var. *mandshuricum* (*Aristolochiaceae*) — новый таксон для флоры России // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 12. С. 1949—1954.

Пешкова Г. А. Leymus Hochst. // Флора Сибири. Т. 2. *Poaceae (Gramineae)* Новосибирск, 1990. С. 41—52.

Пробатова Н. С. Новые таксоны сем. *Poaceae* с Дальнего Востока СССР // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 2. С. 251—259.

Пробатова Н. С., Баркалов В. Ю., Рудыка Э. Г. Кариология флоры Сахалина и Курильских островов. Числа хромосом, таксономические и фитогеографические комментарии. Владивосток, 2007. 392 с.

Пробатова Н. С., Гнутиков А. А., Рудыка Э. Г., Чепинога В. В. Числа хромосом видов растений из Байкальской Сибири // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 1. С. 162—181.

Пробатова Н. С., Кожевников А. Е., Баркалов В. Ю. и др. Флора российского Дальнего Востока. Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока», т. 1—8 (1985—1996) / Отв. ред. А. Е. Кожевников и Н. С. Пробатова. Владивосток, 2006. 456 с.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Баркалов В. Ю. и др. Числа хромосом сосудистых растений из заповедников Приморского края и Приамурья // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 7. С. 1117—1134.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Кожевников А. Е. и др. Числа хромосом видов растений из Читинской области и Приморского края // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 8. С. 1255—1273.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Павлова Н. С. и др. Числа хромосом видов растений из Приморского края, Приамурья и Магаданской области // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 3. С. 491—509.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Соколовская А. П. Числа хромосом сосудистых растений с островов залива Петра Великого и полуострова Муравьева-Амурского (Приморский край) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 5. С. 125—130.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Шатохина А. В. и др. Числа хромосом для видов флоры Приморского края и Приамурья // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 5. С. 785—804.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Числа хромосом сосудистых растений из Приморского края, Приамурья, Северной Корякии, Камчатки и Сахалина // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 2. С. 290—293.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Числа хромосом некоторых представителей семейств *Asclepiadaceae, Asteraceae, Boraginaceae, Chenopodiaceae, Lamiaceae, Oleaceae, Onagraceae, Scrophulariaceae, Solanaceae, Urticaceae* с Дальнего Востока СССР // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 11. С. 1619—1622.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П., Рудыка Э. Г. Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений Дальнего Востока и других регионов СССР // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 8. С. 1174—1178.

Пробатова Н. С., Шатохина А. В., Рудыка Э. Г. Числа хромосом некоторых двудольных флоры Амурской области // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 5. С. 779—792.

Рудыка Э. Г. Числа хромосом сосудистых растений из различных регионов СССР // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 12. С. 1783—1786.

Рудыка Э. Г. Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений юга Российского Дальнего Востока // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 2. С. 87—90.

Соколовская А. П., Пробатова Н. С. Числа хромосом некоторых представителей семейств *Asteraceae, Iridaceae, Poaceae, Primulaceae, Violaceae* с Дальнего Востока СССР // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 10. С. 1423—1425.

Соколовская А. П., Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г. Числа хромосом некоторых видов флоры советского Дальнего Востока из семейств *Actinidiaceae, Aristolochiaceae, Fabaceae, Ranunculaceae, Saxifragaceae* // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 2. С. 268—271.

Флора Сибири. *Rosaceae* / Отв. ред. А. В. Положий и Л. И. Малышев. Новосибирск, Наука, 1988. 200 с.

Харкевич С. С. Род *Mitella* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 4. Л., 1989. С. 174—175.

Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. Ан. А. Федорова. Л., 1969. 926 с.

Шатохина А. В. Числа хромосом некоторых представителей флоры Амурской области // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 3. С. 487—490.

Choi K., Yamaki K., Terabayashi S. et al. Karyotype analysis in the genus *Asiasarum* F. Maek. (*Aristolochiaceae*) // J. Jap. Bot. 1998. Vol. 73. P. 59—66.

Index to plant chromosome numbers for 1966 / Ed. by R. Ornduff // Regnum Veg. (Utrecht, Netherlands). 1968. Vol. 55. 126 p. *Index* to plant chromosome numbers 1975—1978 / Ed. by P. Goldblatt // Monograph. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1981. Vol. 5. 553 p. *Index* to plant chromosome numbers 1979—1981 / Ed. by P. Goldblatt // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1984. Vol. 8. 427 p. *Index* to plant chromosome numbers 1982—1983 / Ed. by P. Goldblatt // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1985. Vol. 13. 224 p. *Index* to plant chromosome numbers 1984—1985 / Ed. by P. Goldblatt // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1988. Vol. 23. 264 p. *Index* to plant chromosome numbers 1986—1987 / Ed. by P. Goldblatt, D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1990. Vol. 30. 243 p. *Index* to plant chromosome numbers 1988—1989 / Ed. by P. Goldblatt, D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1991. Vol. 40. 238 p. *Index* to plant chromosome numbers 1990—1991 / Ed. by P. Goldblatt, D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1994. Vol. 51. 267 p. *Index* to plant chromosome numbers 1992—1993 / Ed. by P. Goldblatt, D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1996. Vol. 58. 276 p. *Index* to plant chromosome numbers 1994—1995 / Ed. by P. Goldblatt, D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1998. Vol. 69. 208 p. *Index* to plant chromosome numbers 1996—1997 / Ed. by P. Goldblatt, D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 2000. Vol. 81. 188 p. *Index* to plant chromosome numbers 1998—2000 / Ed. by P. Goldblatt, D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 2003. Vol. 94. 297 p. *Index* to plant chromosome numbers 2001—2003 / Ed. by P. Goldblatt, D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 2006. Vol. 106. 242 p.

Kurtto A., Eriksson T. Atlas Florae Europaeae notes. 15. Generic delimitation and nomenclatural adjustments in *Potentilleae* (*Rosaceae*) // Annales Botanici Fennici. 2003. Vol. 40. № 2. P. 135—141.

Probatova N. S., Barkalov V. Yu., Rudyka E. G., Pavlova N. S. Further chromosome studies on vascular plant species from Sakhalin, Moneron and Kurile Islands // Biodiversity and Biogeography of the Kuril Islands and Sakhalin / Ed. by H. Takahashi, M. Ohara. Vol. 2. Hokkaido University Museum, Japan. 2006. P. 93—110.

SUMMARY

Chromosome numbers of 57 species of vascular plants from the south of the Russian Far East (Primorie Territory, Khabarovsk Territory, Amur Region) and East Siberia (Irkutsk Region, Republic of Buryatia) are presented, for 12 of them chromosome counts have been made for the first time. Among the species studied, there are less known and rare species of the Russian Far East indigenous flora, and some invasive plants.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2009. VOL. 94. N 5)

Page

Nuraliev M. S., Beer A. S., Oskolski A. A. Vascular anatomy of flower of *Tupidanthus calyptratus* and related species of *Schefflera* in the context of the origin of floral polymery in *Araliaceae* 625

COMMUNICATIONS

Kozhenkova S. I. Macrophytes of the Nakhodka Bay (the Sea of Japan) 643
Urbanavichus G. P., Lavrinenko O. V., Urbanavichene I. N. The lichens of Dolgii and adjacent islands of the Barents Sea 656
Davidychev A. N., Kulagin A. Yu. Peculiarities of the ontogeny pregenerative stage of *Abies sibirica* (*Pinaceae*) in the broad-leaved-conifer forests subzone 675
Maltseva T. A., Savinykh N. P. Shoot formation and inflorescence peculiarities in *Ranunculus sceleratus* (*Ranunculaceae*) 687
Zimnitskaya S. A. Structure peculiarities of fertile and aberrant ovules in some *Fabaceae* species 698
Bazhina E. V. Vitality and biochemical contents of *Abies sibirica* (*Pinaceae*) pollen in the middle mountains of the Eastern Sayan 707
Kravets E. A., Khvedinich. O. A. Peculiarities of pollen tubes penetration into embryo sac in *Lilium henryi*, *L. regale* and «Bright Star» variety (*Liliaceae*). Fertilization of antipodal and central cells 716
Gabarayeva N. I., Grigorjeva V. V. Development and ultrastructure of pollen apertures in *Trevesia burckii* (*Araliaceae*) and *Chamaedorea microspadix* (*Arecaceae*) 728
Lomonosova M. N. Morphology and ultrasculpture of the seed surface in the subfamily *Suaedoideae* (*Chenopodiaceae*) 736
Kashin A. S., Yudakova O. I., Kochanova I. S., Polyanskaya M. V., Mindubaeva A. H. The distribution of gametophytic apomixis in *Asteraceae* and *Poaceae* (with species of Saratov Region flora as an example) 744

FLORISTIC RECORDS

Baisheva E. Z., Ignatova E. A. New moss species for Bashkortostan Republic 757
Starchenko V. M., Darman G. F., Bolotova Ya. V. Floristic records in the Amur Region . 759

CHROMOSOME NUMBERS

Probatova N. S., Kozhevnikova Z. N., Rudyka E. G., Shatokhina A. V., Kozhevnikov A. E., Barkalov V. Yu., Seledets V. P. Chromosome numbers for the flora of the Russian Far East and the East Siberia 764

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2009. Т. 94. № 5)

Стр.

Нуралиев М. С., Беэр А. С., Оскольский А. А. Васкулярная анатомия цветка *Tupidanthus calyptratus* и близких видов *Schefflera* в связи с происхождением полимерных цветков *Araliaceae* 625

СООБЩЕНИЯ

Коженкова С. И. Макрофлора залива Находка Японского моря 643
Урбанавичюс Г. П., Лавриненко О. В., Урбанавичене И. Н. Лишайники острова Долгий и близлежащих островов Баренцева моря 656
Давыдычев А. Н., Кулагин А. Ю. Особенности предгенеративного этапа онтогенеза *Abies sibirica* (*Pinaceae*) в подзоне хвойно-широколиственных лесов 675
Мальцева Т. А., Савиных Н. П. Побегообразование и цветорасположение у *Ranunculus sceleratus* (*Ranunculaceae*) 687
Зимницкая С. А. Строение фертильных и аберрантных семязачатков у некоторых видов семейства *Fabaceae* 698
Бажина Е. В. Жизнеспособность и биохимический состав пыльцы *Abies sibirica* (*Pinaceae*) в среднегорье Восточного Саяна 707
Кравец Е. А., Хведынич О. А. Особенности вхождения пыльцевых трубок в зародышевый мешок у *Lilium henryi*, *L. regale* и сорта«Bright Star» (*Liliaceae*). Оплодотворение антипод и центральной клетки 716
Габараева Н. И., Григорьева В. В. Развитие и ультраструктура апертур у пыльцы *Trevesia burckii* (*Araliaceae*) и *Chamaedorea microspadix* (*Arecaceae*) 728
Ломоносова М. Н. Морфология и ультраскульптура поверхности семян у видов подсемейства *Suaedoideae* (*Chenopodiaceae*) 736
Кашин А. С., Юдакова О. И., Кочанова И. С., Полянская М. В., Миндубаева А. Х. Распространение гаметофитного апомиксиса в семействах *Asteraceae* и *Poaceae* (на примере видов флоры Саратовской области) 744

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Баишева Э. З., Игнатова Е. А. Новые виды мхов в Республике Башкортостан . . . 757
Старченко В. М., Дарман Г. Ф., Болотова Я. В. Флористические находки в Амурской области 759

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

Пробатова Н. С., Кожевникова З. В., Рудыка Э. Г., Шатохина А. В., Кожевников А. Е., Баркалов В. Ю., Селедец В. П. Числа хромосом видов флоры Дальнего Востока и Восточной Сибири 764

Для заметок

Для заметок

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2009. Т. 94. № 5. 625—784.